VISIT…

LANZAROTE Caliente.COM

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

УЛЬТРАСТРУКТУРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ НАЗЕМНЫХ ЧЛЕНИСТОНОГИХ

ЛЕНИНГРАД
1978

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА
ТОМ 77

УЛЬТРАСТРУКТУРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ НАЗЕМНЫХ ЧЛЕНИСТОНОГИХ

СБОРНИК ПОД РЕДАКЦИЕЙ Ю. С. БАЛАШОВА

ЛЕНИНГРАД
1978

ACADEMY OF SCIENCES OF THE USSR
PROCEEDINGS OF THE ZOOLOGICAL INSTITUTE
VOL. 77

FINE STRUCTURAL PECULIARITIES OF TERRESTRIAL ARTHROPODS

Главный редактор
директор Зоологического института АН СССР
О. А. Скарлато

Редакционная коллегия:
А. Н. Световидов (редактор серии), *Я. И. Старобогатов* (зам. редактора),
И. С. Даревский, В. А. Заславский, И. М. Кержнер, Л. А. Кутикова,
В. А. Тряпицын, К. А. Юдин

У $\frac{21008-003}{055(02)3-78}$ без объявления

© Зоологический институт АН СССР, 1978

ПРЕДИСЛОВИЕ

Современная морфология членистоногих животных в значительной степени опирается на методы электронной микроскопии. Применение электронного микроскопа позволило сократить разрыв между описательными морфологическими работами и экспериментальным изучением функций отдельных органов и клеток. Наконец, растровый электронный микроскоп нашел особенно широкое применение в исследованиях систематики многих групп насекомых и клещей, особенно для форм с мелкими размерами тела.

Группа электронной микроскопии лаборатории паразитологии Зоологического института в течение нескольких лет изучает ультраструктурные особенности различных систем органов у иксодовых клещей и, в меньшей степени, у других групп насекомых и паукообразных животных. Эти работы направлены, в первую очередь, на раскрытие морфологических аспектов проблемы паразитизма у наземных членистоногих, но могут представлять и самостоятельное значение для понимания филогенетических связей между отдельными эволюционными линиями членистоногих.

В настоящем сборнике представлены результаты работ сотрудников Группы электронной микроскопии, а также одна статья с кафедры энтомологии биологического факультета МГУ (С. Ю. Чайка). Исследования выполнены на различных объектах, но объединяются общим сравнительным морфолого-функциональным подходом к изучению ультраструктурных особенностей наземных членистоногих. В статьях В. П. Иванова приводятся новые данные об ультраструктурных особенностях механорецепторных волосков у нескольких видов насекомых и о строении сложно устроенного джонстонова органа личинок стрекоз. Ю. С. Балашовым и С. А. Леоновичем с помощью растрового электронного микроскопа проведен сравнительный анализ строения органа Галлера у представителей большинства подродов иксодовых клещей п/сем. Ixodinae. А. С. Райхелем раскрыты особенности оогенеза у одного из видов клещей-иксодид. Статья Ю. С. Балашова и А. С. Райхеля посвящена описанию ультраструктурных особенностей организации выводящих путей женской половой системы клеща Hyalomma asiaticum. В статье С. Ю. Чайки рассматриваются ультраструк-

турные особенности среднего отдела кишечника блох в связи с особенностями их питания. Л. И. Амосовой выявлен клеточный состав жирового тела иксодовых клещей и прослежены его изменения при питании и линьке. Статьи Б. П. Чевризова на примере сенокосцев и Д. Мягмарсурэн — на слепнях иллюстрируют возможности использования растрового электронного микроскопа для целей систематики.

В целом материалы настоящего сборника должны представлять интерес не только для специалистов-морфологов, но и для энтомологов и паразитологов, сталкивающихся в своей работе с необходимостью знания ультраструктурной организации исследуемых ими объектов.

Заведующий лабораторией паразитологии
Зоологического института АН СССР
Ю. С. БАЛАШОВ

ЭЛЕКТРОННОМИКРОСКОПИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ МЕХАНОРЕЦЕПТОРНЫХ ВОЛОСКОВ НАСЕКОМЫХ

В. П. Иванов

Основные характерные черты строения волосковых механорецепторных органов насекомых были установлены еще в эпоху световой микроскопии (см. Snodgrass, 1926, 1935; Bullock, Horridge, 1965). Электронномикроскопические исследования (Noble-Nesbitt, 1963; Thurm, 1965; Nicklaus et al., 1967; Slifer et al., 1970; Altner et al., 1970; Schmidt, Gnatzy, 1971, 1972; Gnatzy, Schmidt, 1971, 1972a; Иванов, 1973; Gaffal et al., 1975, и др.), выполненные за последние годы, позволили существенно уточнить и дополнить сведения о строении этих органов у насекомых. Вместе с тем, в достаточной степени подробно изучены пока волосковые механорецепторные органы только у очень небольшого числа видов.

В настоящем сообщении приводятся результаты, полученные нами при изучении тонкого строения и развития антеннальных волосковых механорецепторных органов личинок коромысла *Aeschna* и стрелки *Coenagrion,* и дается описание ультраструктурной организации механорецепторных волосков пчелы *Apis melliphera* и личинки комара *Culex pipiens*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Изучали волосковые механорецепторные органы, расположенные на ножках антенн у личинок коромысла *Aeschna sp.* (Anizoptera) и стрелки *Coenagrion* Kir. *sp.* (Zygoptera), на жгутиках антенн пчелы *Apis melliphera* L. и на анальном сегменте личинки комара *Culex pipiens*. Для электронномикроскопического исследования отбирали личинок коромысла и стрелки, находящихся на одной из последних стадий развития. Возраст личинок комара *C. pipiens* соответствовал 3-й и 4-й стадиям развития. Антенны личинок коромысла и стрелки отделяли от головной капсулы и фиксировали 2 часа 2.5% глютаральдегидом, приготовленным на 0.1 М фосфатном буфере. Затем антенны промывали в 0.1 М фосфатном буфере, фиксировали в течение 1-го часа 1%-ной OsO_4 на 0.1 М фосфатном буфере, обезвоживали в этиловом спирте и ацетоне и заключали в эпон 812.

Волосковые механорецепторные органы пчелы *A. melliphera* и личинки комара *C. pipiens* фиксировали 1%-ной OsO_4, приготовленной по Колфилду, обезвоживали в этиловом спирте и заливали в эпон 812.

Ультратонкие срезы нарезали на ультрамикротоме LKB-III. Контрастирование срезов проводили в растворах цитрата свинца и уранилацетата. Срезы изучали и фотографировали в электронных микроскопах JEM-6C и JEM-100B при ускоряющем напряжении 80 *kv*.

С целью изучения тонкого строения наружной поверхности механорецепторных волосков отпрепаровывали участки тела насекомых вместе с этими волосками, напыляли их золотом и просматривали в сканирующем электронном микроскопе Stereoscan-2A.

ПОЛУЧЕННЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ

Личинки стрекоз Aeschna sp. и Coenagrion Kir. sp.

Тонкое строение волосковых механорецепторных органов

Волосковые механорецепторные органы, расположенные на ножках антенн у личинок коромысла и стрелки, относятся к хетоидным сенсиллам и имеют сходное строение у личинок обоих этих видов стрекоз. Сенсилла состоит из одной рецепторной клетки, нескольких оберточных клеток и кутикулярного отдела сенсиллы — волоска и его сочленовной ячейки. От перикариона рецепторной клетки отходят два отростка — центральный и периферический. Центральный отросток берет начало от базального полюса перикариона и следует к антеннальному нерву. Периферический отросток отходит от апикального полюса перикариона и направляется к волоску. Периферический отросток несет на своей вершине видоизмененную ресничку, окруженную кутикулярной оболочкой. Вершина этой оболочки крепится к основанию волоска.

К у т и к у л я р н ы й о т д е л. Волосок окружен невысоким валиком и наклонен по отношению к поверхности кутикулы под углом примерно 30° (рис. 1, 2). Длина волоска 10—15 мкм, его диаметр у основания — 4 мкм. Волосок соединен с кутикулой тонкой сочленовной мембраной. Под сочленовной мембраной находится еще одна мембрана: она образована кутикулярными волокнами и соединяет основание волоска со стенками расположенного под ним канала в кутикуле (рис. 3). Апикальный отдел кутикулярной оболочки окружен апикальным тельцем, состоящим из нескольких тяжей кутикулярных волокон.

Р е ц е п т о р н а я к л е т к а. Ресничка рецепторной клетки отличается от обычных ресничек, имеющихся, например, в мерцательных эпителиях, своей формой и строением фибриллярного аппарата. В базальной области реснички ее фибриллярный аппарат представлен 9-ю парами периферических фибрилл (рис. 4). Эти фибриллы прослеживаются в ресничке на расстоянии до 1—2 мкм от базального тельца, тогда как в средних и дистальных отделах реснички довольно много микротрубочек, но периферические фибриллы не видны. Микротрубочки вытянуты в направлении длинной оси реснички и заполняют почти всю ее цитоплазму (рис. 2, 3). В апикальной своей области ресничка содержит так называемое трубчатое тельце (рис. 3). Трубчатое тельце образовано несколькими десятками микротрубочек, лежащих почти вплотную друг к другу; промежутки между микротрубочками заполнены электронноплотным матриксом.

В периферическом отростке рецепторной клетки (рис. 5), кроме базального тельца реснички и ее корешка, обнаруживаются митохондрии, рибосомы, микротрубочки и другие обычные элементы цитоплазмы. Околоядерная область цитоплазмы рецепторной клетки выглядит по сравнению с периферическим отростком более богатой органоидами. Вокруг ядра располагаются комплексы Гольджи, митохондрии, цистерны гранулярного эндоплазматического ретикулума и другие органоиды (рис. 6).

О б е р т о ч н ы е к л е т к и. В хетоидных сенсиллах личинок коромысла и стрелки имеется три оберточных клетки: внутренняя оберточная клетка, или трихогенная клетка, наружная оберточная клетка, или тормогенная клетка, и шванновская клетка. Трихогенная клетка окру-

жает со всех сторон перикарион рецепторной клетки и ее периферический отросток с ресничкой (рис. 4, 5, 6). Она плотно прилегает к рецепторной клетке, оставляя лишь вокруг базальной области реснички относительно широкий межклеточный промежуток — экстраклеточную вакуоль (рис. 4). Трихогенная клетка окружена, в свою очередь, почти по всей ее длине тормогенной клеткой (рис. 4, 5, 6). Третья оберточная клетка лежит в базальной области сенсиллы. Она окружает центральный отросток, или аксон, рецепторной клетки.

Развитие волосковых механорецепторных органов

У личинок коромысла и стрелки во время подготовки их к линьке наблюдается образование новых хетоидных сенсилл. Уже на ранних стадиях генеза сенсиллы рецепторную клетку можно легко отличить от оберточных клеток благодаря тому, что она имеет по сравнению с оберточными клетками более крупное ядро. На этой ранней стадии генеза сенсиллы наблюдается образование и рост реснички рецепторной клетки (рис. 7, 8). К этому времени обе центриоли рецепторной клетки находятся на апикальном полюсе ее перикариона (рис. 8). Центриоль, которая лежит ближе к плазматической мембране рецепторной клетки, дает начало периферическим фибриллам реснички. Ресничка имеет вид тонкого цилиндрического выроста, снабженного локальным утолщением сферической формы, расположенным на расстоянии около 1 мкм от базального тельца реснички (рис. 7). Диаметр этого утолщения равен 1.5—1.8 мкм, т. е. в 5—6 раз превышает диаметр базальной области реснички. Такие утолщения ресничек не наблюдались нами в ресничках рецепторных клеток окончательно сформированных сенсилл. Поэтому наличие локального утолщения на ресничке рецепторной клетки во время генеза сенсиллы имеет, по всей вероятности, прямое отношение к формированию реснички и может отражать один из этапов ее роста или образования в ней микротрубочек.

Плазматическая мембрана реснички имеет неровные контуры, что обусловлено, по-видимому, тем, что на поверхности реснички имеются поперечные складочки. В области вершины реснички плазматическая мембрана не обнаруживается (рис. 9). Вместе с тем, здесь не видно никаких разрывов или фрагментов плазматических мембран, которые обычно наблюдаются в случае повреждения клеток в процессе фиксации или других стадий подготовки препаратов для электронномикроскопического исследования. Поэтому отсутствие в апикальной области реснички плазматической мембраны отражает, возможно, один из этапов генеза реснички в ходе развития волоскового механорецепторного органа.

Рост периферического отростка рецепторной клетки запаздывает по сравнению с ростом реснички. Сначала он едва намечается на апикальном полюсе перикариона в виде небольшого бугорка (рис. 7). В нем видны базальное тельце и корешки реснички. Кроме того, в цитоплазме периферического отростка находятся небольшие вакуольки, имеющие диаметр около 70 нм (рис. 8).

В околоядерной области рецепторной клетки обнаруживается большое количество гранул гликогена (рис. 10). Особенно много гранул гликогена наблюдается на апикальном и базальном полюсах перикарионов рецепторных клеток, где они образуют скопления, расположенные около ядра. Скопления этих гранул почти полностью исчезают ко времени окончания цитологической дифференцировки сенсиллы.

Трихогенная клетка сенсиллы несет на апикальной поверхности пучок микроворсинок (рис. 11, 12, 13). Эти микроворсинки располагаются по окружности вокруг реснички рецепторной клетки (рис. 12), смыкаясь над ее вершиной (рис. 13). На ранних стадиях развития

сенсиллы трихогенная клетка вытягивается по направлению к свободной поверхности гиподермы. В дальнейшем на апикальной поверхности трихогенной клетки образуется вырост, возвышающийся над гиподермой и имеющий, по-видимому, размеры и форму, сходные с кутикулярным волоском сенсиллы. Впоследствии на свободной поверхности гиподермы образуется кутикулярный покров, и конический вырост трихогенной клетки, возвышающийся над гиподермой, превращается в волосок (рис. 14). На этой стадии генеза сенсиллы в цитоплазме трихогенной и тормогенной клеток наблюдается довольно много микротрубочек, которые ориентированы параллельно продольной оси этих клеток.

Линька и связанная с ней перестройка волосковых механорецепторных органов

Согласно имеющимся в литературе данным (см. Slifer et al., 1959; Gnatzy, Schmidt, 1972a, b), во время подготовки личинок насекомых к линьке одновременно с образованием нового кутикулярного покрова происходит перестройка периферических рецепторных органов. При этом образование кутикулярных волосков и их сочленовных ячеек в ходе формирования нового кутикулярного покрова протекает, в общих чертах, так же, как и при развитии сенсиллы. В сочленовной ячейке нового волоска имеется отверстие, через которое проходит ресничка рецепторной клетки. Впоследствии дистальный отдел реснички отрывается от сочленовной ячейки нового волоска и оказывается тем самым соединенным только с экзувием.

У личинок коромысла и стрелки на одной из последних стадий подготовки к линьке наблюдается разрушение большей части эндокутикулы экзувия и кутикулярной оболочки, окружающей дистальный отдел реснички и прикрепленной к экзувию (рис. 15, 16). В то же время, апикальная область кутикулярной оболочки и трубчатое тельце оказываются более стойкими к действию гидролитических ферментов, участвующих в расщеплении экзувия (рис. 16).

Схематическое изображение тонкого строения хетоидной сенсиллы личинок стрекоз, последовательных стадий развития этих сенсилл и их преобразования у личинок, готовящихся к линьке, основанное на анализе полученных нами электронномикроскопических данных, приведено на рис. 17 и рис. 18.

Пчела Apis melliphera L.

Изученные нами механорецепторные волоски, расположенные на антеннах пчелы *A. melliphera,* имеют длину 10—15 мкм. Волосок соединен с кутикулой тонкой сочленовной мембраной (рис. 19). Сочленовная мембрана отходит от боковой поверхности волоска на расстоянии примерно 2 мкм от его основания. Под сочленовной мембраной, между основанием волоска и стенками расположенного под ним канала в кутикуле, обнаруживаются кутикулярные волокна (рис. 19, 20). Они объединены в пучки, которые расходятся радиально от основания волоска и крепятся к кутикуле. К основанию волоска подходит видоизмененная ресничка рецепторной клетки, окруженная кутикулярной оболочкой (рис. 19, 20, 21, 22). Вершина этой оболочки соединена с основанием волоска (рис. 20, 21). Апикальная область кутикулярной оболочки окружена апикальным тельцем, образованным несколькими тяжами кутикулярных волокон (рис. 20, 22). Тяжи этих волокон соединяют кутикулярную оболочку с основанием волоска (рис. 22).

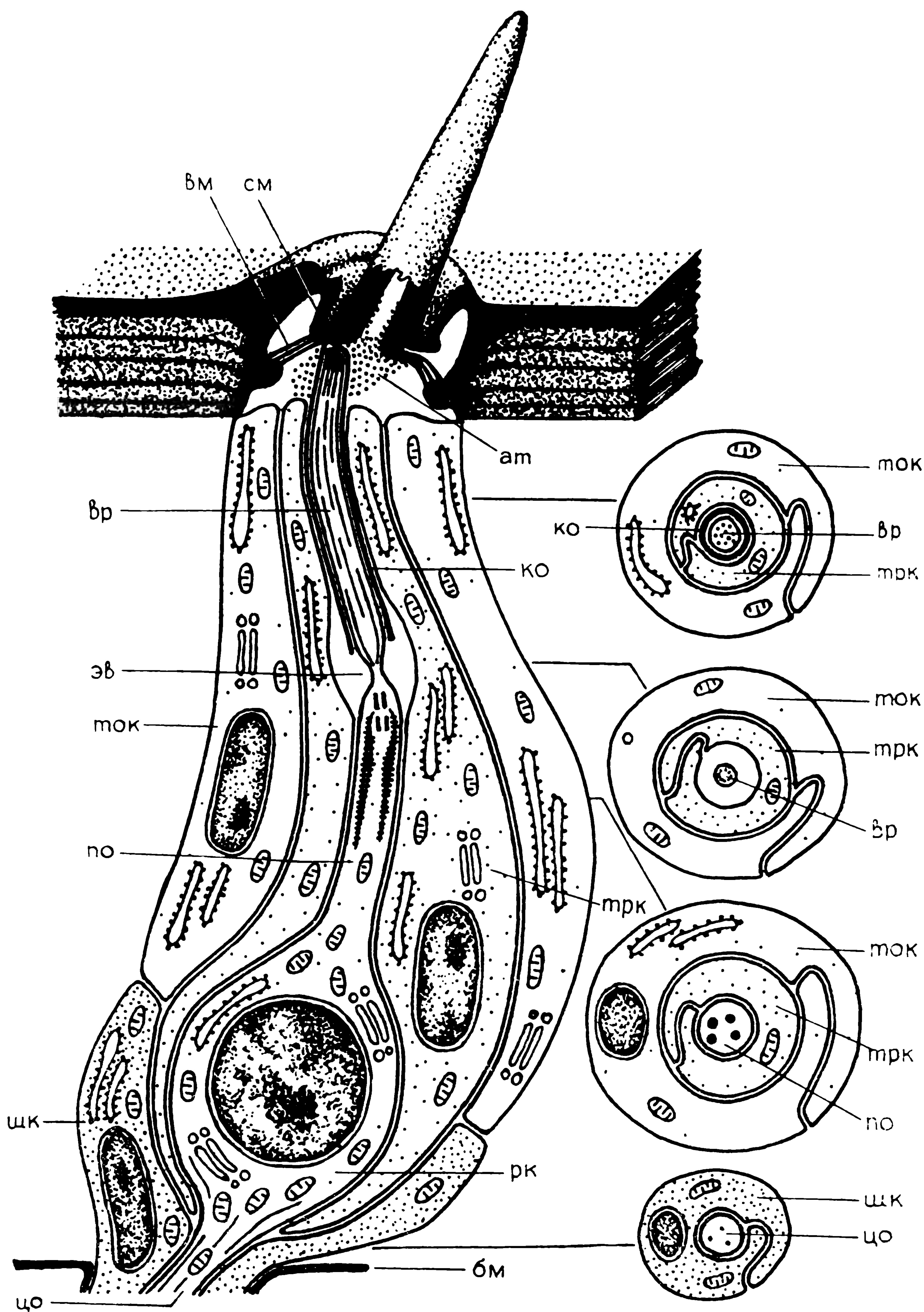


Рис. 17 Схема ультраструктурной организации волоскового механорецепторного органа личинки стрекозы.

ат — апикальное тельце. *бм* — базальная мембрана, *вм* — волокнистая мембрана, *вр* — видоизмененная ресничка, *ко* — кутикулярная оболочка, *по* — периферический отросток, *рк* — рецепторная клетка, *см* — сочленовная мембрана, *ток* — тормогенная клетка, *трк* — трихогенная клетка, *цо* — центральный отросток, *шк* шванновская клетка, *эв* — экстраклеточная вакуоль.

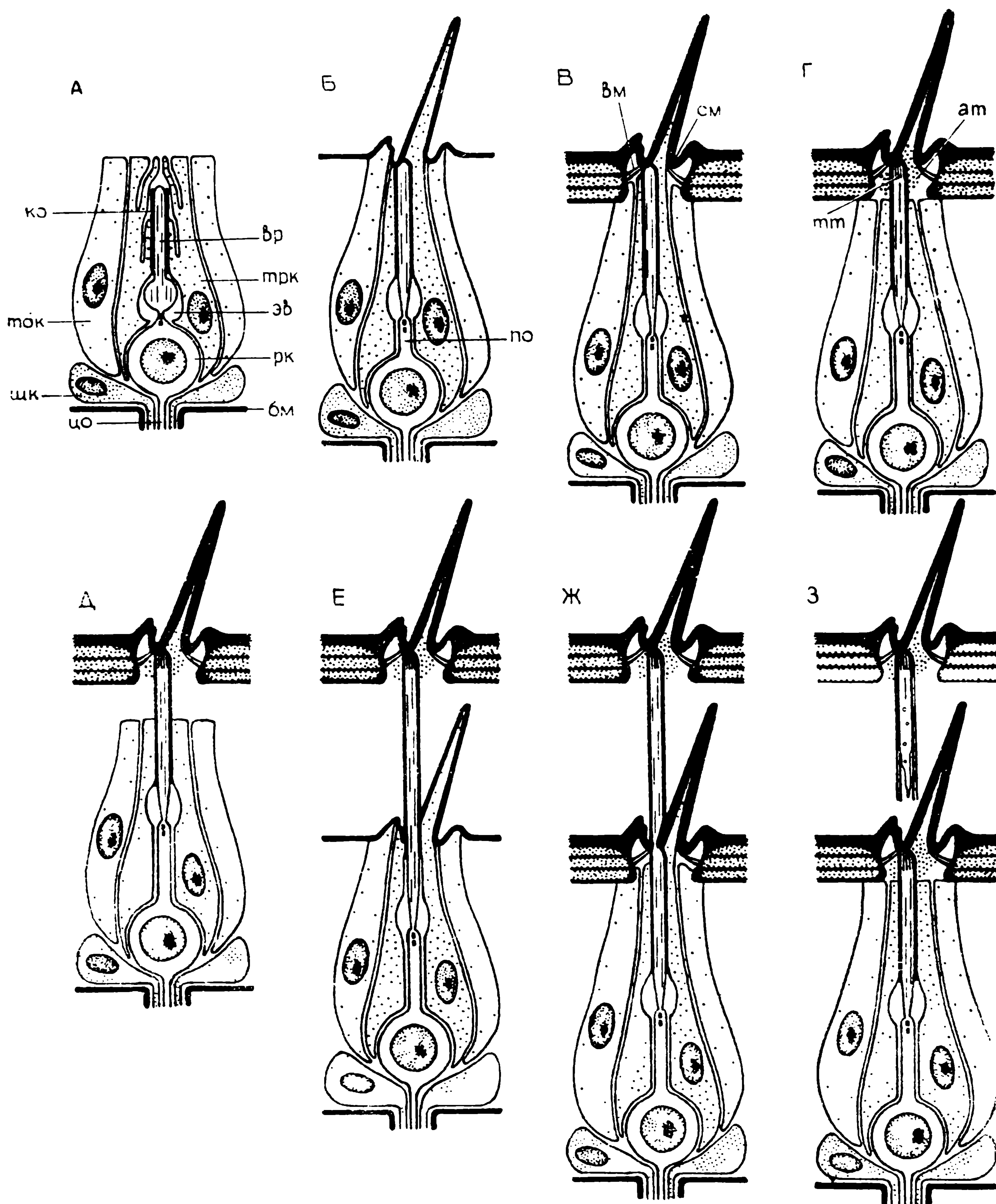


Рис. 18. Схематическое изображение ультраструктурных особенностей развития волоскового механорецепторного органа личинки стрекозы и его преобразований, связанных со сменой кутикулярных покровов личинки при линьке.

ат — апикальное тельце, *бм* — базальная мембрана, *вм* — волокнистая мембрана, *вр* — видоизмененная ресничка, *ко* — кутикулярная оболочка, *по* — периферический отросток, *рк* — рецепторная клетка, *см* — сочленовная мембрана, *ток* — тормогенная клетка, *трк* — трихогенная клетка, *тт* — трубчатое тельце реснички, *цо* — центральный отросток, *шк* — шванновская клетка, *эв* — экстраклеточная вакуоль.

Личинка комара Culex pipiens L.

Механорецепторные волоски, расположенные на анальном сегменте тела у личинок комара *C. pipiens*, в отличие от описанных выше антеннальных механорецепторных волосков пчелы и личинок стрекоз, окружены высокими сочленовными валиками. Волосок соединяется с валиком тонкой сочленовной мембраной (рис. 23). К волоску подходит видоизмененная ресничка рецепторной клетки, окруженная кутикулярной оболочкой (рис. 23, 24). Вершина этой оболочки окружена апикальным тельцем, которое крепится к основанию волоска (рис. 23). От апикального тельца отходят пучки кутикулярных волокон, прикрепляющиеся к внутренней поверхности валика (рис. 23).

Наряду с рассмотренными выше механорецепторными волосками, характеризующимися тем, что они иннервируются одной рецепторной клеткой, у насекомых описаны также волоски, к которым подходят периферические отростки двух совершенно различных в функциональном отношении типов рецепторных клеток, а именно хеморецепторных и механорепецторных клеток (Larsen, 1962; Adams et al., 1965; Иванов, 1966, 1969, и др.).

Нами были получены электронномикроскопические данные о тонком строении этих волосков у жука *Acilius sulcatus* L. (Иванов, 1966, 1969) и скорпионницы *Panorpa communis* L. (Иванов и др., 1975).

У скорпионницы эти волоски имеют длину 80 мкм и диаметр у основания — 5 мкм. Волосок окружен невысоким валиком (рис. 25, 26) и соединен с ним тонкой сочленовной мембраной (рис. 26). От основания волоска к кутикуле отходят пучки кутикулярных волокон. Пучки этих волокон образуют компактную волокнистую мембрану, соединяющую основание волоска с кутикулой (рис. 26). Механорецепторная клетка посылает к волоску периферический отросток, который несет на своей вершине видоизмененную ресничку. Эта ресничка вместе с ресничками хеморецепторных клеток окружена кутикулярной оболочкой. Апикальная область реснички механорецепторной клетки отгорожена от ресничек хеморецепторных клеток кутикулярной перегородкой (рис. 27). Вершина реснички механорецепторной клетки прикрепляется к основанию волоска.

Два типа рецепторных клеток, а именно хеморецепторные и механорецепторные клетки, были обнаружены нами также в базиконических сенсиллах, расположенных на антеннах жука *A. sulcatus* (рис. 28), и в базиконических сенсиллах, находящихся на вершинах пальп *A. sulcatus* (рис. 29), (Иванов, 1966, 1969). Волосок окружен довольно высоким валиком и соединен с этим валиком сочленовной мембраной (рис. 30). Кроме того, основание волоска соединяется с внутренней стенкой валика волокнистой мембраной, образованной кутикулярными волокнами (рис. 30, 31, 32). К основанию валика подходит видоизмененная ресничка механорецепторной клетки (рис. 31). Ресничка этой клетки отделена от ресничек хеморецепторных клеток кутикулярной перегородкой (рис. 33). Основные детали тонкого строения кутикулярного отдела и клеточных элементов этой сенсиллы схематически представлены на рис. 34.

ОБСУЖДЕНИЕ

Как показало проведенное нами электронномикроскопическое исследование, антеннальные волосковые механорецепторные органы личинок *Aeschna* и *Coenagrion* и пчелы *A. melliphera*, а также расположенные на анальном сегменте механорецепторные волоски личинки комара *C. pipiens*, имеют единый план строения: к волоску подходит видоизмененная ресничка рецепторной клетки, окруженная кутикулярной оболочкой; вершина этой оболочки соединена с основанием волоска

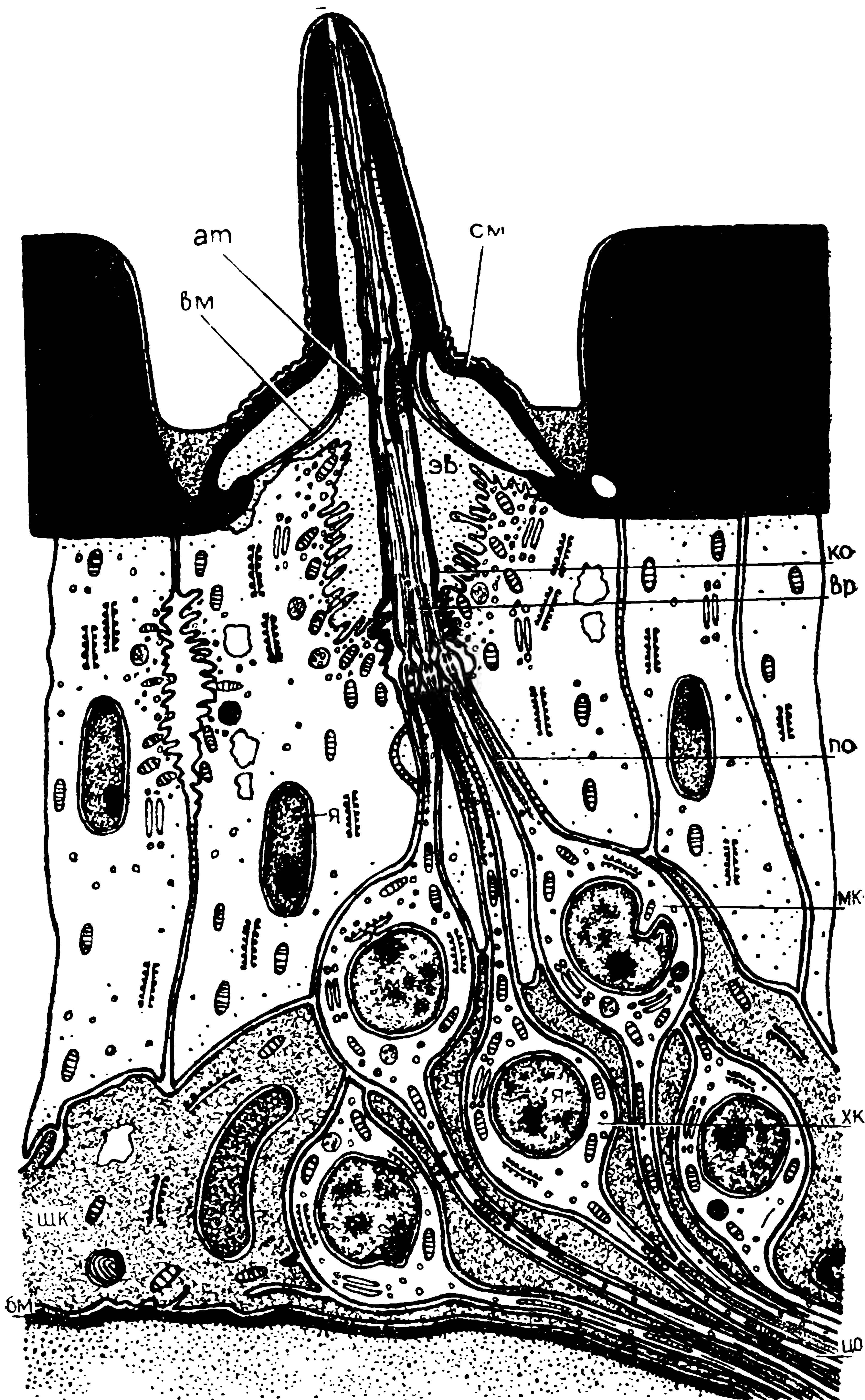


Рис. 34. Схема ультраструктурной организации базиконической сенсиллы жука *Acilius sulcatus*, (из Иванова, 1969).

ат — апикальное тельце, *бм* — базальная мембрана, *вм* — волокнистая мембрана, *вр* — видоизмененная ресничка, *ко* — кутикулярная оболочка, *мк* — механорецепторная клетка, *по* — периферический отросток, *см* — сочленовная мембрана, *хк* — хеморецепторная клетка, *цо* — центральный отросток, *шк* — шванновская клетка, *эв* — экстраклеточная вакуоль, *я* — ядро.

(рис. 35). Такой же общий план строения является характерным для большинства изученных к настоящему времени электронномикроскопически волосковых механорецепторных органов насекомых (Thurm, 1965; Slifer et al., 1970; Gaffal et al., 1975, и др.).

Вместе с тем, изученные нами волосковые механорецепторные органы различаются по ряду признаков, касающихся тонкого строения их кутикулярных отделов: волоска, валика, который окружает основание волоска, сочленовной мембраны, соединяющей волосок с кутикулой, волокнистой мембраны и апикального тельца (рис. 35).

Кутикулярным отделам волосковых механорецепторных органов отводится в настоящее время большая роль в процессах, происходящих в этих органах под влиянием адекватного раздражения (Thurm, 1965; Иванов, 1973; Gaffal et al., 1975, и др.). Эти процессы включают в себя несколько последовательных этапов: механическое преобразование стимула, т. е. его усиление, изменение направления и т. п., трансформация стимула в градуальный рецепторный потенциал рецепторной клетки и возникновение на фоне этого рецепторного потенциала нервных импульсов. Первый из этих этапов, а именно механическое преобразование внешнего воздействия, осуществляется в кутикулярных отделах волосковых механорецепторных органов. Таким образом, особенности строения кутикулярного отдела волоскового механорецепторного органа могут, очевидно, обусловливать, по крайней мере, некоторые функциональные свойства этого органа.

По данным поведенческих и электрофизиологических исследований (см. Dethier, 1963; Gaffal et al., 1975), волосковые механорецепторные органы, выполняющие разные функции, — тактильные волоски, ветрочувствительные волоски, волоски, реагирующие на вибрации, или волоски, контролирующие положение одних сегментов тела животного по отношению к другим сегментам, различаются по некоторым своим функциональным свойствам: скорости адаптации (фазные, фазно-тонические и тонические механорецепторы), чувствительности, диаграмме направленной чувствительности и т. д. Поэтому различия в тонком строении кутикулярных отделов, наблюдающиеся у изученных нами механорецепторных органов, связаны, по-видимому, с различиями в их функции и функциональных свойствах. В этом случае, их можно было бы рассматривать как разные структурно-функциональные типы организации волосковых механорецепторных органов насекомых.

Наряду с описанием тонкого строения волосковых механорецепторных органов у нескольких видов насекомых, нами были получены также электронномикроскопические данные о генезе этих органов. Электронномикроскопические исследования (Overton, 1967, Perry, 1968; и др.), посвященные изучению развития волосковых механорецепторных органов насекомых, пока еще очень немногочисленны, и имеющиеся в настоящее время в литературе электронномикроскопические данные касаются лишь очень небольшого числа стадий этого процесса, и причем не всех, а только определенных отделов этих органов. В частности, в литературе почти полностью отсутствуют сведения о первых стадиях этого процесса. Как показали полученные нами результаты, наиболее интересными морфологическими особенностями, характеризующими эти первые стадии развития волосковых механорецепторных органов личинок стрекоз, являются следующие: наличие микроворсинок на апикальной поверхности трихогенной клетки, которые во время роста этой клетки по направлению к свободной поверхности гиподермы окружают ресничку рецепторной клетки (рис. 12), присутствие сферического утолщения у реснички рецепторной клетки (рис. 7) и явление запаздывания роста периферического отростка по сравнению с началом роста реснички рецепторной клетки.

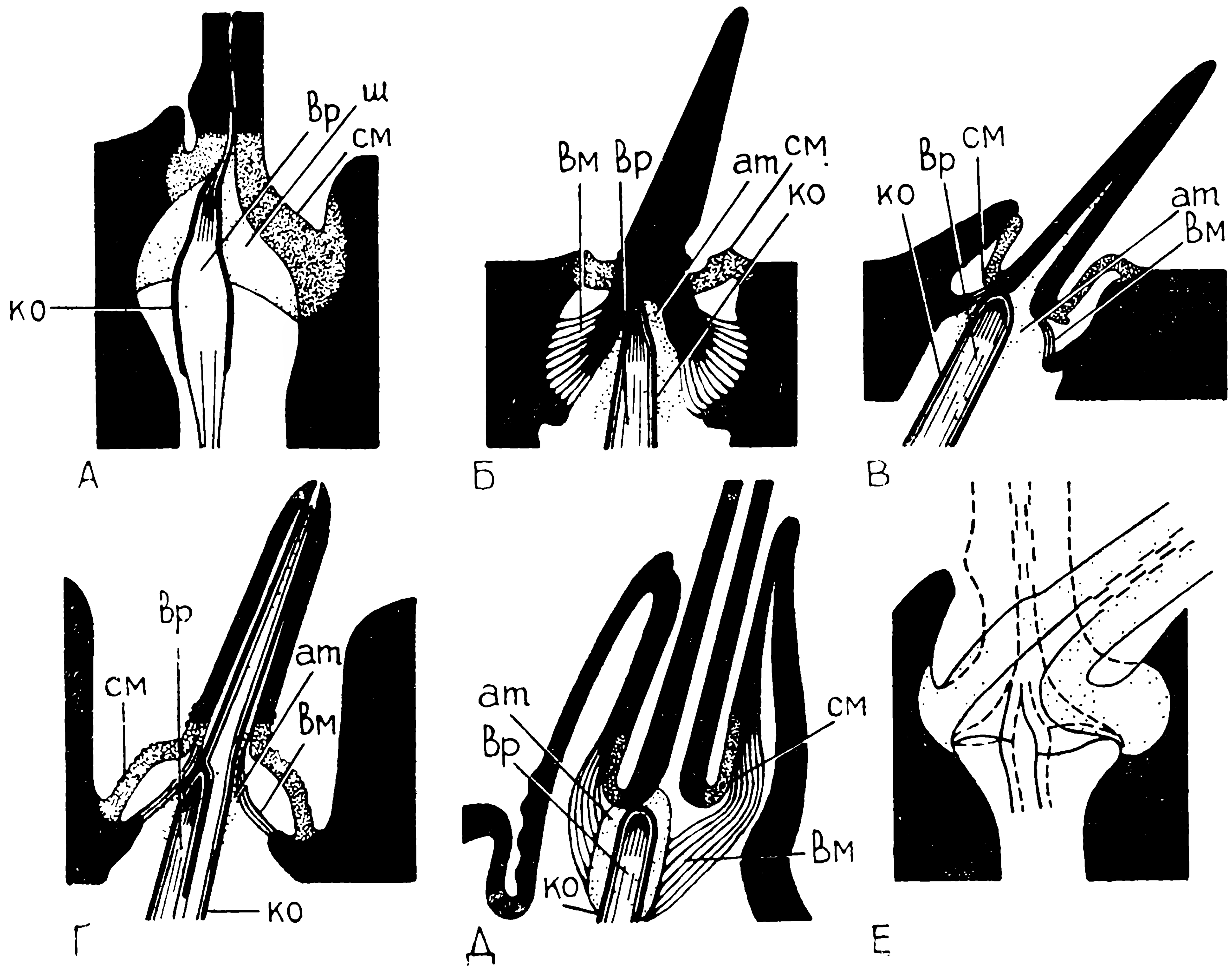


Рис 35. Схематическое изображение ультраструктурных особенностей механорецепторных волосков насекомых.

А — механорецепторный волосок пчелы *Apis melliphera* (по Thurm, 1965, с небольшими изменениями); Б — антеннальный механорецепторный волосок пчелы *Apis melliphera*; В — антеннальный механорецепторный волосок личинок стрекоз *Aeschna* и *Coenagrion*; Г — антеннальный волосок жука *Acilius sulcatus*; Д — механорецепторный волосок личинки комара *Culex pipiens*; Е — механорецепторный волосок пчелы в состоянии покоя (непрерывная линия) и при его отклонении в крайнее положение (пунктирная линия), (по Thurm, 1965, с небольшими изменениями) (Из Иванова, 1973).

ат — апикальное тельце, *вм* — волокнистая мембрана, *вр* — видоизмененная ресничка, *ко* — кутикулярная оболочка, *см* — сочленовная мембрана, *ш* — шапочка.

ЛИТЕРАТУРА

Иванов В. П. Ультраструктурная организация хеморецепторных сенсилл антенн жука-плавунца *Acilius sulcatus*. — Ж. эвол. биохимии и физиол., 1966, т. 2, № 5, с. 462—472.

Иванов В. П. Ультраструктурная организация хеморецепторов насекомых. — Тр. Всесоюзн. энтомол. общ. Л., «Наука», 1969, т. 53, с. 301—333.

Иванов В. П. Тонкое строение механорецепторных волосков насекомых. — В сб.: Механизмы работы рецепторных элементов органов чувств. Л., «Наука», 1973, с. 140—146.

Иванов В. П., А. М. Игнатьев, С. А. Леонович. Тонкое строение и функция хеморецепторов скорпионницы *Panorpa communis* L. — В сб.: Хеморецепция насекомых. Вильнюс, 1975, № 2, с. 77—84.

Adams J. R., P. E. Holbert, A. J. Forgash. Electron microscopy of the contact chemoreceptors of the stable fly, *Stomoxys calcitrans* (Diptera, *Muscidae*). — Ann. Entomol. Soc. Amer., 1965, vol. 58, N 6, p. 909—917.

Altner H., K.-D. Ernst, G. Karuhize. Untersuchungen am Postantennalorgan der Collembolen (Apterygota). I. Die Feinstruktur der postantennalen Sinnesborste von *Sminthurus fuscus* (L.). — Z. Zellforsch., 1970, Bd. 111, S. 263—285.

Bullock T. H., G. A. Horridge. Arthropoda: receptors other than eyes. — In: Structure and Function in the Nervous System of Invertebrates. Freeman & Co., San Francisco and London, 1965, vol. 2, p. 1005—1062.

Dethier V. G. The Physiology of Insect Senses. John Wiley a. Sons, Inc., New York, 1963, 266 p.

Gaffal K. P., H. Tichy, J. Theiß, G. Seelinger. Structural polarities in mechanosensitive sensilla and their influence on stimulus transmission (Arthropoda). — Zoomorphologie, 1975, vol. 82, p. 79—103.

Gnatzy W., K. Schmidt. Die Feinstruktur der Sinneshaare auf den Cerci von *Gryllus bimaculatus* Deg. (Saltatoria, Gryllidae). I. Faden- und Keulenhaare. — Z. Zellforsch., 1971, Bd. 122, H. 2, S. 190—209.

Gnatzy W., K. Schmidt. Die Feinstruktur der Sinneshaare auf den Cerci von *Gryllus bimaculatus* Deg. (Saltatoria, Gryllidae). IV. Die Häutung der Kurzen Borstenhaare. — Z. Zellforsch., 1972a, Bd. 126, H. 2, S. 223—239.

Gnatzy W., K. Schmidt. Die Feinstruktur der Sinneshaare auf den Cerci von *Gryllus bimaculatus* Deg. (Saltatoria, Gryllidae). V. Die Häutung der langen Borstenhaare an der Cercusbasis. — J. Microsc., 1972b, vol. 14, N 1, p. 75—84.

Larsen R. J. The fine structure of the labellar chemosensory hairs of the blowfly, *Phormia regina* Meig., — J. Insect Physiol., 1962, vol. 8, p. 683—691.

Nicklaus R., P.-G. Lundquist, J. Wersäll. Elektronenmikroskopie am sensorischen Apparat der Fadenhaare auf den Cerci der Schabe *Periplaneta americana*. — Z. vergl. Physiol., 1967, Bd. 56, H. 4, S. 412—415.

Noble-Nesbitt J. The fully formed intermoult cuticle and associated structures of *Podura aquatica* (Collembola). — Quart. J. Micr. Sci., 1963, vol. 104, N 66, p. 253—270.

Overton J. The fine structure of developing bristles in wild type and mutant *Drosophila melanogaster*. — J. Morphol., 1967, vol. 122, N 4, p. 367—380.

Perry M. M. Further studies on the development of the eye of *Drosophila melanogaster*. II. The interommatidial bristles. — J. Morphol., 1968, vol. 124, N 2, p. 249—262.

Schmidt K., W. Gnatzy. Die Feinstruktur der Sinneshaare auf den Cerci von *Gryllus bimaculatus* Deg. (Saltatoria, Gryllidae). II. Die Häutung der Faden- und Keulenhaare. — Z. Zellforsch., 1971, Bd. 122, H. 2, S. 210—226.

Schmidt K., W. Gnatzy. Die Feinstruktur der Sinneshaare auf den Cerci von *Gryllus bimaculatus* Deg. (Saltatoria, Gryllydae). III. Die kurzen Borstenhaare. — Z. Zellforsch., 1972, Bd. 126, H. 2, S. 206—222.

Slifer E. H., J. J. Prestage, H. W. Beams. The chemoreceptors and other sense organs on the antennal flagellum of the grasshopper (Orthoptera, Acrididae). — J. Morphol., 1959, vol. 105, N 1, p. 145—192.

Slifer E. H., S. S. Sekhon. Sense organs of a Thysanuran, *Ctenolepisma lineata pilifera*, with special reference to those on the antennal flagellum (Thysanura, Lepismatidae). — J. Morphol., 1970, vol. 132, N 1, p. 1—26.

Snodgrass R. E. The morphology of insect sense organs and the sensory nervous system. — Smiths. Inst. Misc. Collections., 1926, vol. 77, N 8, p. 1—80.

Snodgrass R. E. Principles of Insect morphology. McGraw-Hill Book Co., Inc., New York, 1935, 667 p.

Thurm U. An insect mechanoreceptors. Part I: Fine structure and adequate stimulus. — Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol., 1965, vol. 30, p. 75—82.

ТОНКОЕ СТРОЕНИЕ ДЖОНСТОНОВА ОРГАНА ЛИЧИНОК СТРЕКОЗ AESCHNA SP. И COENAGRION SP.

В. П. Иванов

Джонстонов орган, один из важнейших органов чувств насекомых, является парным образованием и находится в ножках антенн. Он был впервые описан Джонстоном (Johnston, 1855) у комаров и впоследствии обнаружен у представителей всех основных отрядов насекомых (Child, 1894; Eggers, 1924; Debauche, 1936, и др.). Джонстонов орган контролирует вращение жгутиков антенн по отношению к их ножкам и может использоваться для регистрации вибрации антенн или изменения их положения, обусловленного, например, сопротивлением среды во время полета, при бегании, плавании и т. д. (см. Dethier, 1963; Schwartzkopff, 1964). В соответствии с этим, и функция, которую выполняет джонстонов орган у разных видов, может быть различной: так, у пчелы *Apis melliphica* (Heran, 1959) и мухи *Calliphora erythrocephala* (Burkhardt, Schneider, 1957; Burkhardt, Gewecke, 1965) он служит для определения скорости и направления полета, у комаров используется для рецепции звуковых сигналов (см. Schwartzkopff, 1964).

Джонстонов орган имеет у всех насекомых единый план строения и состоит из отдельных функциональных единиц — хордотональных сенсилл, располагающихся в гиподерме, вблизи сочленения ножки антенны с жгутиком. Электронномикроскопические исследования джонстонова органа (Howse, 1965, 1968; Uga, Kuwabara, 1965; Risler, Schmidt, 1967; Иванов, 1968; Berg, 1971; Schmidt, 1968, 1969, 1970, 1974, 1975; Леонович, Иванов, 1978, и др.) пока еще немногочисленны и выполнены на представителях лишь нескольких отрядов. Особенно мало внимания уделялось до сих пор изучению джонстонова органа у личинок и развитию этого органа у насекомых как с полным, так и с неполным превращением. В то же время, эти данные наряду со сравнительным подходом к изучению джонстонова органа могли бы дать ценный материал для анализа основных путей и направлений его эволюции. Кроме того, джонстонов орган личинок насекомых мог бы служить, очевидно, удобной моделью для выяснения некоторых вопросов, связанных с механизмом функции этого органа, поскольку у личинок по сравнению с имаго он имеет, как правило, более простое строение и состоит из относительно небольшого числа хордотональных сенсилл.

В настоящей работе приводятся полученные нами результаты электронномикроскопического исследования джонстонова органа у личинок коромысла *Aeschna* и стрелки *Coenagrion*, которые относятся к архаичной группе древнекрылых и представляют большой интерес для выяснения эволюции рецепторов насекомых. Подробное описание джонстонова органа личинок стрекоз, основанное на данных световой микроскопии, было дано ранее Заварзиным (Zawarzin, 1912).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Личинки коромысла *Aeschna sp.* (Anisoptera, Odonata) и стрелки *Coenagrion* Kir. *sp.* (Zygoptera, Odonata) были собраны в окрестностях г. Ленинграда. Для электронномикроскопических исследований отбирали личинок, возраст которых соответствовал одной из последних стадий развития. Антенны вместе с расположенными в антеннальных ножках джонстоновыми органами отделяли от головной капсулы и фиксировали в течение двух часов 2.5%-ным глутаральдегидом, забуференным 0.1 М фосфатным буфером, с последующей дофиксацией, приготовленной на 0.1 М фосфатном буфере 1%-ной OsO_4. После этого антенны обезвоживали в этиловом спирте и ацетоне и заключали в эпон 812. Ультратонкие срезы были приготовлены на ультрамикротоме LKB-3. Срезы контрастировались водными растворами цитрата свинца и уранилацетата. Изучение и фотографирование препаратов проводилось на электронных микроскопах JEM-6C и JEM-100B при ускоряющем напряжении 80 кв.

Для изучения тонкого строения наружной антеннальной поверхности антенны обезвоживали, напыляли золотом и просматривали в сканирующем электронном микроскопе Stereoscan-2A.

ПОЛУЧЕННЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ

У личинок коромысла *Aeschna* и стрелки *Coenagrion* джонстонов орган имеет сходное строение. Как и у других насекомых, он находится в ножках антенн (рис. 1, 2) и состоит из хордотональных сенсилл, располагающихся в гиподерме вблизи сочленения ножки антенны с жгутиком. Хордотональные сенсиллы имеют веретеновидную форму и вытянуты в направлении, параллельном продольной оси ножки антенны. Дистальные концы сенсилл оканчиваются в сочленовной мембране, соединяющей ножку и жгутик антенны, а их проксимальные концы подходят к антеннальному нерву.

Сочленовная мембрана. В сочленовной мембране отчетливо видны два ее отдела: тонкий плотный наружный слой и толстый внутренний волокнистый слой (рис. 3). Наружный слой состоит из эпикутикулы, имеющей толщину 20 нм, и экзокутикулы. Толщина экзокутикулы составляет 0.3—0.5 мкм. Волокнистый слой является производным эндокутикулы и представлен тонкими кутикулярными волокнами, отходящими радиально от основания жгутика антенны к стенкам ее ножки (рис. 3). Кутикулярные волокна собраны в отдельные пряди, которые могут сливаться или анастомозировать друг с другом.

Тонкое строение хордотональной сенсиллы джонстонова органа

Хордотональные сенсиллы, из которых состоит джонстонов орган, имеют сходный общий план строения: в каждой из них находятся три рецепторных клетки и три оберточных клетки — внутренняя оберточная клетка, наружная оберточная клетка и шванновская клетка.

Рецепторные клетки. Рецепторные клетки биполярные: от их перикариона отходят два отростка — периферический и центральный отростки (рис. 1). Периферические отростки берут начало от апикальных полюсов перикарионов и следуют к сочленовной мембране, соединяющей ножку и жгутик антенны, а центральные отростки отходят от базальных полюсов перикарионов и направляются к антеннальному нерву. Периферические отростки несут на своих вершинах по одной видоизмененной ресничке (рис. 1, 4). Проксимальные отделы ресничек находятся внутри относительно широкого межклеточного промежутка — так называемой экстраклеточной вакуоли (рис. 4, 5, 6), а их дисталь-

ные отделы окружены тонкой кутикулярной оболочкой (рис. 7, 8, 9). Вершина этой оболочки крепится к наружной поверхности сочленовной мембраны (рис. 1).

В ресничках рецепторных клеток имеется ресничный фибриллярный аппарат, представленный в проксимальной их области 9-ю парами пери-

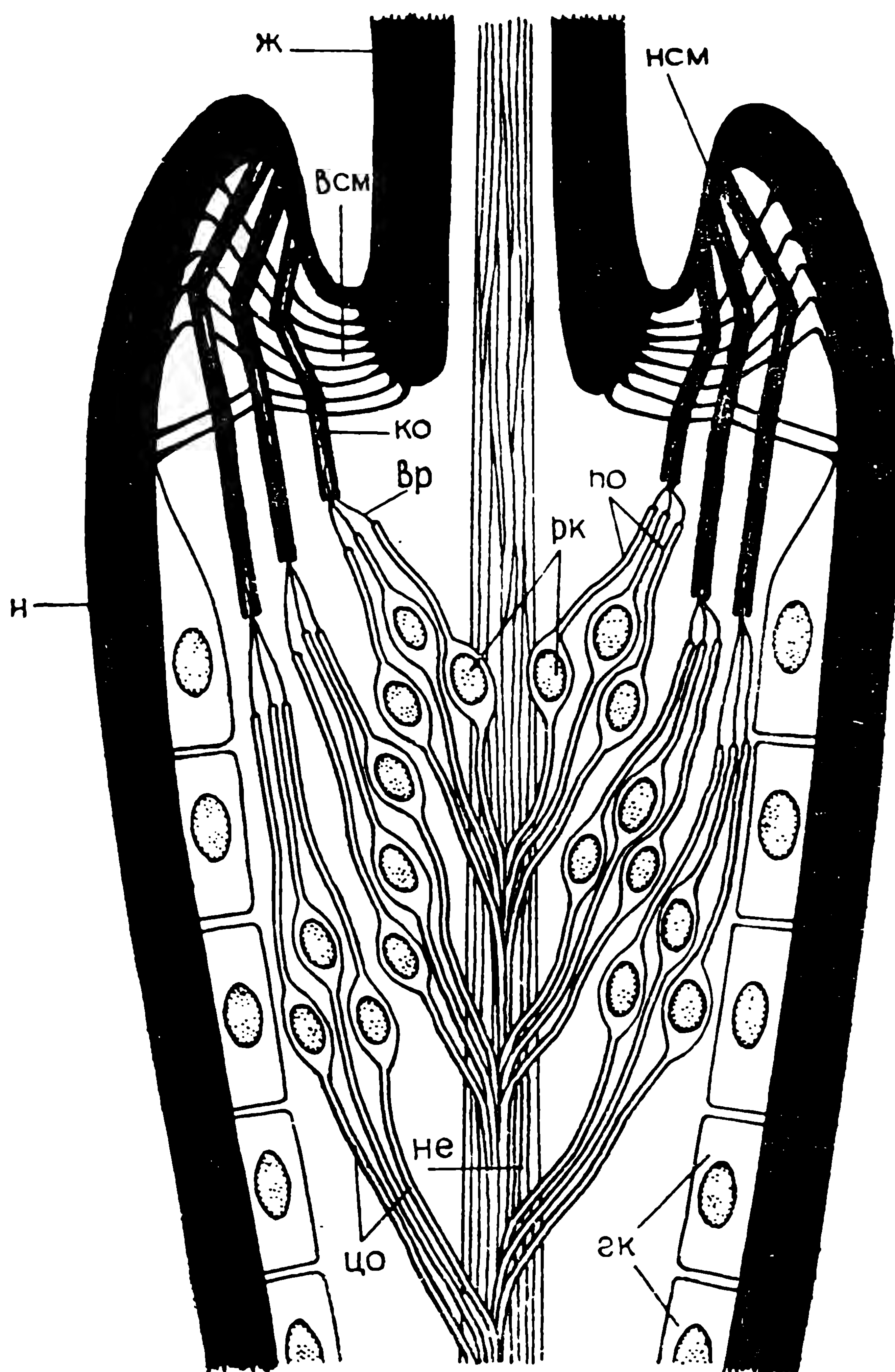


Рис. 1. Схема строения джонстонова органа личинки **стрекозы.**

вр — видоизмененная ресничка, *всм* — волокнистый слой сочленовной мембраны, *гк* — гиподермальная клетка, *ж* — жгутик антенны, *ко* — кутикулярная оболочка, *н* — ножка антенны, *не* — нерв, *нсм* — наружный слой сочленовной мембраны, *по* — периферический отросток, *рк* — рецепторная клетка, *цо* — центральный отросток.

ферических фибрилл. В дистальном отделе реснички, который находится внутри кутикулярной оболочки, периферические фибриллы не видны, но обнаруживаются микротрубочки, распределенные более или менее равномерно по всей цитоплазме реснички (рис. 7, 9). Кутикулярная оболочка и расположенные в ней дистальные отделы ресничек волнообразно изогнуты (рис. 8).

В периферическом отростке рецепторной клетки, кроме базального тельца и корешка реснички, имеются митохондрии, микротрубочки,

небольшие вакуолки и другие обычные элементы цитоплазмы (рис. 4, 6, 10). Митохондрии равномерно распределены по всей длине периферического отростка, тогда как микротрубочки располагаются преимущественно в средних и проксимальных его отделах. Что же касается вакуолек, то наиболее высокая их плотность наблюдается в булавовидно расширенной вершине периферического отростка.

Корешок реснички имеет характерную поперечную исчерченность; период повторения системы «светлых» и «темных» поперечных полосок, которые видны на продольном разрезе через корешок (рис. 10), составляет 70 нм. Диаметр и длина корешков могут различаться в рецепторных клетках, входящих в состав одной сенсиллы. В одних рецепторных клетках корешки толстые (рис. 10) и длинные, в других — тонкие (рис. 4) и короткие. В некоторых хордотональных сенсиллах находятся две рецепторные клетки, имеющие толстые корешки, и одна рецепторная клетка, в периферическом отростке которой располагается несколько тонких корешков. В других сенсиллах толстый корешок обнаруживается только в одной рецепторной клетке, тогда как две другие клетки содержат тонкие корешки. Возможно, в сенсиллах джонстонсва органа личинок стрекоз имеются также и все остальные комбинации рецепторных клеток с толстыми и тонкими корешками, т. е. все три рецепторные клетки сенсиллы могут содержать только тонкие или только толстые корешки.

Корешок реснички может вплотную подходить к плазматической мембране периферического отростка рецепторной клетки, и в месте их соприкосновения обнаруживаются небольшие локальные утолщения мембраны, расположенные друг от друга на расстоянии 70 нм (рис. 11). Наличие таких тесных структурных отношений указывает на возможность наличия прямого канала функциональной связи между ресничкой — элементом рецепторной клетки, где осуществляются первичные процессы рецепции, и плазматической мембраной, которая является, по современным представлениям, местом возникновения градуального рецепторного потенциала.

Перикарион рецепторной клетки имеет овальную или несколько вытянутую форму. В центральной области перикариона располагается округлое ядро, окруженное лишь относительно тонким слоем цитоплазмы (рис. 12, 13). По всей цитоплазме перикариона более или менее равномерно распределены цистерны гранулярного эндоплазматического ретикулума, комплексы Гольджи, рибосомы и другие обычные органоиды (рис. 12).

Центральные отростки, отходящие от перикарионов трех рецепторных клеток, входящих в состав сенсиллы, собираются вместе и следуют через гиподерму к антеннальному нерву, проходящему в центральной части ножки антенны. Такие группы центральных отростков, состоящие из трех отростков, обнаруживаются в базальной области гиподермы (рис. 14). В этих группах центральные отростки различаются по толщине, и их можно условно подразделить на «толстые» и «тонкие» отростки. В хордотональных сенсиллах джонстонова органа личинок стрекоз нами наблюдались три комбинации «толстых» и «тонких» отростков: «три «толстых» отростка; два «толстых» отростка и один «тонкий», один «толстый» отросток и два «тонких» (рис. 14). Возможно, в джонстоновом органе могут быть также и группы центральных отростков, состоящие только из трех «тонких» отростков. В базальной области гиподермы и под гиподермой центральные отростки рецепторных клеток объединяются в более крупные группы, состоящие из центральных отростков рецепторных клеток нескольких сенсилл, и в составе этих групп входят в антеннальный нерв.

В антеннальном нерве, проходящем в ножке антенны, наряду с центральными отростками, или аксонами, рецепторных клеток джон-

стонова органа, представлены также аксоны рецепторных клеток всех остальных расположенных на антенне рецепторных органов, и в частности волосковых механорецепторных органов и кампаниформных сенсилл. Большинство аксонов собрано в пучки, и на поперечном разрезе через нерв видно несколько таких пучков (рис. 15), состоящих из различного числа аксонов и окруженных своими отдельными глиальными оболочками. Пучки аксонов не везде вплотную прилегают друг к другу, и между некоторыми из них, а иногда и вокруг индивидуальных аксонов, остаются относительно широкие межклеточные промежутки, сходные по электронной плотности и другим ультраструктурным параметрам с неврилеммой, окружающей антеннальный нерв (рис. 15).

Оберточные клетки. Перикарионы и периферические отростки рецепторных клеток сенсиллы окружены со всех сторон внутренней оберточной клеткой. Она плотно прилегает к рецепторным клеткам, оставляя лишь вокруг проксимальной области ресничек широкое межклеточное пространство — экстраклеточную вакуоль (рис. 4, 5, 6). Внутренняя оберточная клетка окружена, в свою очередь, наружной оберточной клеткой. Третья оберточная клетка сенсиллы, — шванновская клетка, образует глиальную оболочку вокруг центральных отростков рецепторных клеток.

Наиболее важными производными внутренней оберточной клетки являются кутикулярная оболочка, окружающая дистальные отделы ресничек рецепторных клеток, и сколопаль. Кутикулярная оболочка представляет собой экстраклеточную структуру. Для обозначения этой оболочки в настоящее время в литературе используется несколько терминов: кутикулярная оболочка (Slifer, 1967, и др.), сколопоидная оболочка (Иванов, 1969, и др.), сколопаль (Blaney, Chapman, 1969, и др.) и дендритная оболочка (Gaffal et al., 1975, и др.). Термин «сколопаль» был предложен для обозначения структуры, не гомологичной экстраклеточной оболочке и расположенной в цитоплазме внутренней оберточной клетки; для обозначения этой структуры этот термин и используется в настоящее время большинством исследователей. Термин «сколопоидная оболочка» близок по созвучию к сколопалю и поэтому не очень удобен в обращении. Предложенный сравнительно недавно термин «дендритная оболочка» не вполне точен, так как эта оболочка в действительности окружает не дендрит, а только ресничку или часть реснички рецепторной клетки. Поэтому предпочтение следует все-таки отдать, по-видимому, термину «кутикулярная оболочка».

В хордотональных сенсиллах джонстонова органа личинок стрекоз кутикулярная оболочка имеет вид тонкостенной, волнообразно изогнутой трубки (рис. 8). В местах изгибания кутикулярной оболочки на ней видны небольшие поперечные складки, вдающиеся довольно глубоко внутрь оболочки (рис. 8). Такая форма кутикулярной оболочки характерна как для хордотональных сенсилл личинок, готовящихся к линьке, т. е. в период перестройки сенсилл, обусловленной сменой кутикулярных покровов и формирования джонстонова органа, который будет функционировать у личинки следующего возраста, так и для хордотональных сенсилл окончательно сформированного джонстонова органа. Обращает на себя внимание еще одна особенность кутикулярной оболочки: небольшие участки этой оболочки имеют вид гофрированной трубки (рис. 9). Происхождение этих гофрированных участков объясняется наличием складок на определенных участках поверхности оберточной клетки в период образования на этой поверхности кутикулярной оболочки. Такие гофрированные участки кутикулярной оболочки были описаны также и в хеморецепторных органах насекомых (Иванов, 1966, 1969, и др.). Функциональное значение этих гофрированных зон неясно. Возможно, они используются в качестве депо каких-либо важных в метаболическом отношении химических компонентов среды, ко-

торая окружает реснички рецепторных клеток. Функциональное значение гофрированных зон может также, по-видимому, состоять в создании локальных эластичных участков кутикулярной оболочки, обеспечивающих возможность ее сгибания в этих местах.

Сколопаль, в отличие от кутикулярной оболочки, — внутриклеточная структура. Он состоит из нескольких пучков микротрубочек, которые располагаются в цитоплазме внутренней оберточной клетки вблизи ее плазматической мембраны, ограничивающей экстраклеточную вакуоль (рис. 4, 5, 6). Пучки микротрубочек вытянуты в направлении, параллельном продольной оси клетки. Промежутки между микротрубочками, составляющими эти пучки, имеют на контрастированных цитратом свинца ультратонких срезах высокую электронную плотность. Число пучков микротрубочек, подсчитанное на поперечных срезах через разные участки сколопаля, варьирует от 8 до 20. Пучки микротрубочек образуют анастомозы и распадаются в апикальной области внутренней оберточной клетки на более тонкие пучки и отдельные микротрубочки. Кроме сколопаля, в цитоплазме внутренней оберточной клетки имеются также цистерны гранулярного эндоплазматического ретикулума, митохондрии, комплексы Гольджи и другие обычные компоненты цитоплазмы.

Наружная оберточная клетка сходна в отношении ультраструктурной организации с внутренней оберточной клеткой. В цитоплазме этой клетки, наряду с митохондриями, рибосомами, комплексами Гольджи и другими органоидами, обнаруживается довольно много микротрубочек. Микротрубочки вытянуты в направлении, параллельном продольной оси клетки, и локализованы преимущественно вблизи ее поверхности, граничащей с внутренней оберточной клеткой.

Что же касается шванновской клетки, то она не отличается по ультраструктуре ничем существенным от аналогичных клеток антеннального нерва. В ее цитоплазме видны митохондрии, рибосомы, цистерны гранулярного эндоплазматического ретикулума и другие обычные цитоплазматические элементы.

Схематическое изображение хордотональной сенсиллы джонстонова органа личинок *Aeschna* и *Coenagrion*, основанное на полученных нами электронномикроскопических данных и отражающее основные характерные черты тонкого строения рецепторных клеток сенсиллы и вспомогательных ее элементов — кутикулярной оболочки, окружающей видоизмененные реснички рецепторных клеток, и сколопаля, приведено на рис. 16; некоторые детали ультраструктуры периферических отростков рецепторных клеток и их ресничек представлены на рис. 17.

Линька и связанные с ней преобразования джонстонова органа

Как было показано во многих исследованиях, выполненных при помощи светооптических (см. Slifer et al., 1959), а в последнее время и электронномикроскопических (Gnatzy, Schmidt, 1972a, b) методов исследования, и посвященных изучению линьки насекомых, расположенные в кутикулярных покровах периферические рецепторные органы претерпевают в ходе подготовки личинок к линьке ряд изменений, затрагивающих кутикулярные отделы этих органов и их клеточные элементы. В данной работе не ставилось целью подробное изучение всех последовательных стадий преобразований джонстонова органа, связанных с линькой личинок стрекоз. Вместе с тем, нами были получены данные, характеризующие отдельные стадии преобразования джонстонова органа при подготовке личинок стрекоз к линьке и позволяющие представить себе в общих чертах основные этапы этих преобразований.

У личинок *Aeschna* и *Coenagrion* в ходе подготовки личинки к линьке одной из ранних стадий формирования сочленовной мембраны,

соединяющей ножку и жгутик антенны, является образование на апикальной поверхности гиподермы тонкого кутикулинового слоя (рис. 18). Несколько позднее под этим слоем кутикулы появляется узкая щель, отделяющая его от апикальной поверхности гиподермы и заполненная

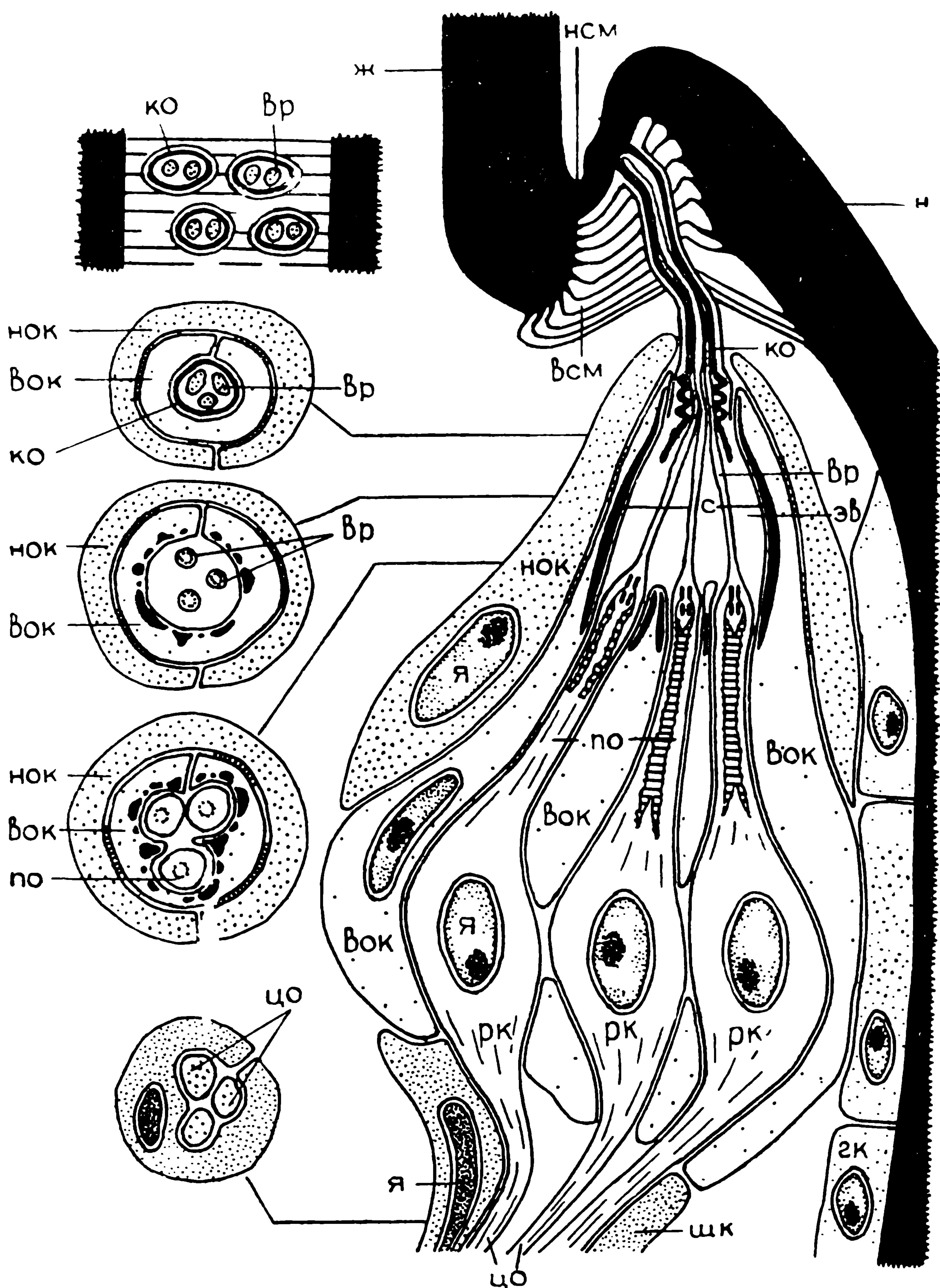


Рис. 16. Схема ультраструктурной организации хордотональной сенсиллы джонстонова органа личинки стрекозы.

вок — внутренняя оберточная клетка, *вр* — видоизмененная ресничка, *всм* — внутренний волокнистый слой сочленовной мембраны, *гк* — гиподермальная клетка, *ж* — жгутик антенны, *ко* — кутикулярная оболочка, *н* — ножка антенны, *нок* — наружная оберточная клетка, *нсм* — наружный слой сочленовной мембраны, *по* — периферический отросток, *рк* — рецепторная клетка, *с* — сколопаль, *цо* — центральный отросток, *шк* — шванновская клетка, *эв* — экстраклеточная вакуоль, *я* — ядро.

тонкими кутикулярными волокнами. Впоследствии эта щель становится шире, что обусловлено, по-видимому, накоплением здесь неких продуктов метаболизма, поступающих, например, через апикальную поверхность гиподермы. На этом этапе формирования сочленовной мембраны ее волокнистый слой представлен лишь несколькими пучками кутику-

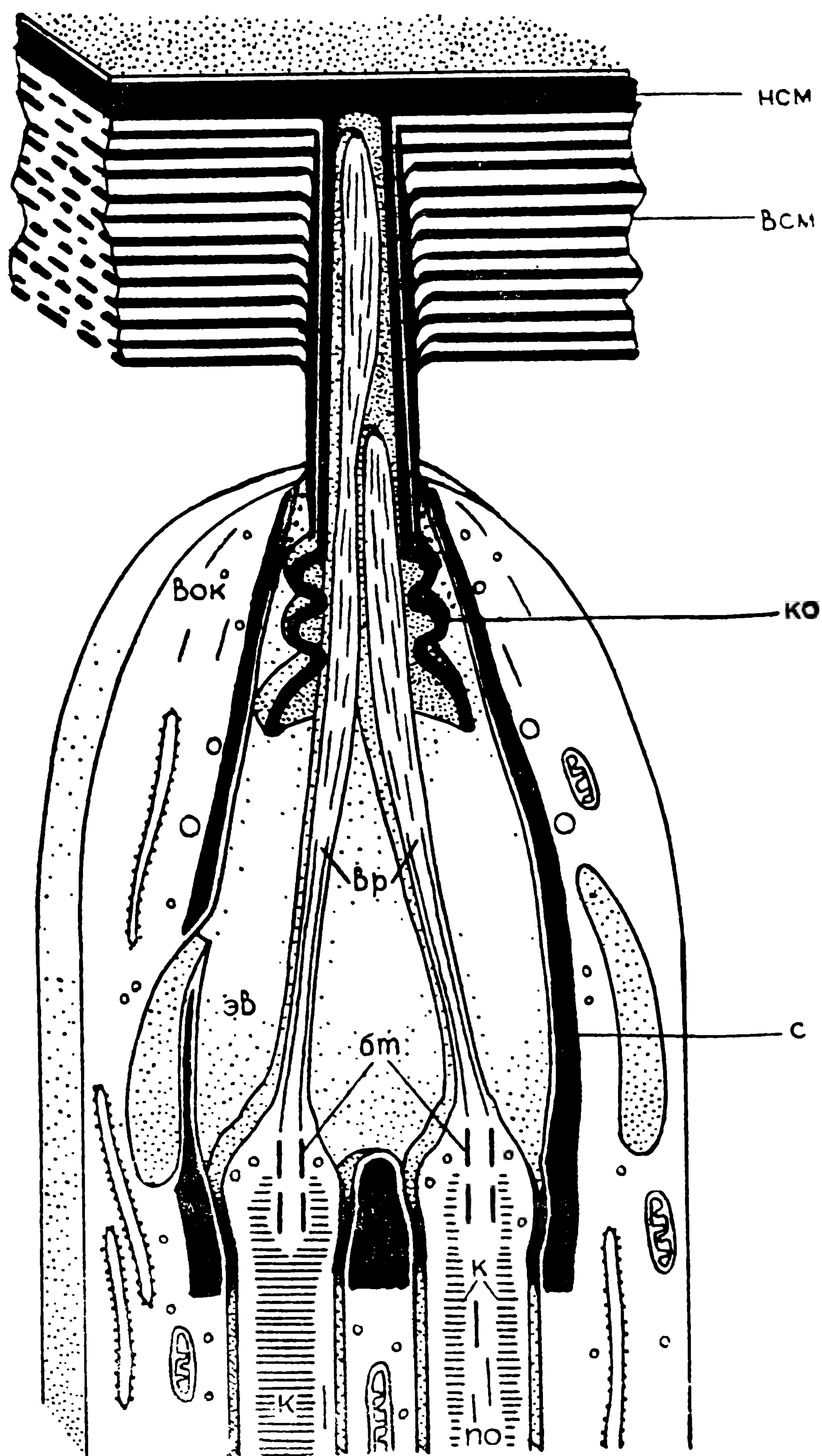


Рис. 17. Схематическое изображение ультраструктурных особенностей видоизмененных ресничек и периферических отростков рецепторных клеток хордотональной сенсиллы джонстонова органа личинки стрекозы. С целью упрощения схемы на ней представлены периферические отростки и реснички только двух рецепторных клеток сенсиллы.

бт — базальное тельце, *вок* — внутренняя оберточная клетка, *вр* — видоизмененная ресничка, *всм* — внутренний волокнистый слой сочленовной мембраны, *к* — корешок реснички, *ко* — кутикулярная оболочка, *нсм* — наружный слой сочленовной мембраны, *по* — периферический отросток, *с* — сколопаль, *эв* — экстраклеточная вакуоль.

лярных волокон (рис. 19). Завершается образование волокнистого слоя сочленовной мембраны, по всей вероятности, незадолго перед сбрасыванием экзувия. На рис. 20 представлен продольный разрез через сочленовную мембрану, соединяющую ножку и жгутик антенны, у окончательно сформированной личинки стрекозы.

На последних этапах образования новой сочленовной мембраны кутикулярные оболочки вместе с расположенными внутри них дистальными отделами ресничек рецепторных клеток отрываются от наружной поверхности нового кутикулярного покрова и оказываются благодаря этому соединенными только с экзувием. В результате этого у рецепторных клеток остаются лишь короткие проксимальные отделы этих ресничек. Впоследствии эти реснички, по всей вероятности, регенерируют и вокруг них взамен старой кутикулярной оболочки образуется новая оболочка.

У личинок стрекоз, готовящихся к линьке, при образовании новой сочленовной мембраны, соединяющей ножку и жгутик антенны, наблюдаются также изменения в тонком строении экзувия, соединенных с экзувием кутикулярных оболочек и расположенных внутри этих оболочек дистальных отделов ресничек рецепторных клеток. В ходе подготовки личинок к линьке почти полностью разрушаются внутренние слои эндокутикулы экзувия, а цитоплазма ресничек превращается в окруженные мембранами небольшие пузырьки (рис. 21).

Во время подготовки личинок к линьке в джонстоновом органе, наряду с перестройкой хордотональных сенсилл, связанной с формированием нового кутикулярного покрова, параллельно идет также образование новых хордотональных сенсилл. На основании полученных нами данных можно дать характеристику некоторых стадий развития хордотональной сенсиллы. На одной из ранних стадий генеза хордотональной сенсиллы начинается рост реснички рецепторной клетки по направлению к свободной поверхности гиподермы. Во время этой стадии развития сенсиллы внутренняя оберточная клетка несет на своей поверхности в апикальной области пучок микроворсинок, которые окружают реснички рецепторных клеток. На рис. 22 представлены поперечные срезы через дистальные области развивающихся хордотональных сенсилл, в том числе через окруженные микроворсинками реснички рецепторных клеток. На этой же стадии генеза сенсиллы на соприкасающейся с ресничками поверхности внутренней оберточной клетки образуется кутикулярная оболочка (рис. 22). Образование апикальной области кутикулярной оболочки совпадает, по-видимому, с началом формирования на свободной поверхности гиподермы сочленовной мембраны. В результате этого вершина кутикулярной оболочки и оказывается, очевидно, соединенной с наружным слоем сочленовной мембраны.

Тонкое строение кампаниформной сенсиллы

В ножках обеих антенн у личинок стрекоз имеется, кроме хордотональных сенсилл джонстонова органа, несколько кампаниформных сенсилл. Они находятся в дистальной части ножки, т. е. вблизи сочленения ножки и жгутика антенны (рис. 23, 24). Снаружи кампаниформная сенсилла имеет вид невысокого куполовидного возвышения на поверхности кутикулы (рис. 23, 24). В состав сенсиллы входит одна рецепторная клетка и три оберточных клетки: внутренняя оберточная клетка, наружная оберточная клетка и шванновская клетка. От базального и апикального полюсов перикариона рецепторной клетки отходят центральный и периферический отростки (рис. 25, 26). Периферический отросток несет на своей вершине видоизмененную ресничку. Ресничка окружена кутикулярной оболочкой, и вершина этой оболочки крепится к центральной области кутикулярного купола сенсиллы (рис. 25).

На одной из последних стадий подготовки личинки к линьке кутикулярная оболочка и расположенный в ней дистальный отдел реснички рецепторной клетки отрываются от новой кутикулы и остаются соединенными только с экзувием. Во время ферментативного расщепления экзувия кутикулярная оболочка и расположенная в ней ресничка частично разрушаются. Однако, некоторые структурные элементы кампаниформных сенсилл оказываются относительно стойкими к действию гидролитических ферментов: в экзувии сохраняются кутикулярный купол сенсиллы, волокнистая мембрана, часть трубчатого тельца реснички и участок кутикулярной оболочки, окружающий вершину реснички (рис. 27).

Согласно имеющимся литературным данным, кампаниформные сенсиллы реагируют на некоторые виды механической деформации кутикулярных покровов (см. Dethier, 1963; Shwartzkopff, 1964). Поэтому, очевидно, они могут служить, наряду с хордотональными сенсиллами джонстонова органа, для регистрации тех или иных параметров, характеризующих движения антенн.

ОБСУЖДЕНИЕ

Хордотональные сенсиллы джонстонова органа личинок коромысла *Aeschna* и стрелки *Coenagrion* состоят, как показали результаты электронномикроскопического исследования, из трех рецепторных и трех оберточных клеток (рис. 16). Рецепторные клетки биполярные: от апикального и базального полюсов их перикариона отходят соответственно периферический и центральный отростки (рис. 1, 16). Периферические отростки несут на своих вершинах по одной видоизмененной ресничке. Такие же по основному плану строения рецепторные клетки обнаружены также почти во всех изученных к настоящему времени при помощи электронного микроскопа джонстоновых органах насекомых (Howse, 1965, 1968; Иванов, 1968; Леонович, Иванов, 1978, и др.). В то же время, в джонстоновых органах у некоторых видов описаны рецепторные клетки, имеющие другой план строения: у комара *Aedes aegypti,* как сообщают Рислер и Шмидт (Risler, Schmidt, 1967), центральный отросток отходит не от перикариона, а от периферического отростка рецепторной клетки; у бабочки бражника *Manduca sexta,* согласно описанию Берг (Berg, 1971), периферический отросток рецепторной клетки несет на своей вершине три реснички. Однако, отмеченные Рислер и Шмидтом (Risler, Schmidt, 1967) и Берг (Berg, 1971) особенности строения рецепторных клеток в джонстоновых органах *A. aegypti* и *M. sexta,* к сожалению, не проиллюстрированы в этих работах соответствующими электронными микрофотографиями.

Начиная с Дебаухе (Debauche, 1936), принято различать два типа хордотональных сенсилл: изодинальные и гетеродинальные сенсиллы. К изодинальным относятся сенсиллы, все рецепторные клетки которых сходны по строению, к гетеродинальным — сенсиллы, рецепторные клетки которых различаются по каким-либо морфологическим признакам. Как показали полученные нами данные, рецепторные клетки хордотональных сенсилл джонстонова органа личинок стрекоз различаются по ряду признаков. Эти признаки касаются длины ресничек рецепторных клеток, длины и толщины корешков ресничек и толщины центральных отростков рецепторных клеток (рис. 14, 17). Гетеродинальные хордотональные сенсиллы были описаны также и в джонстоновых органах других видов насекомых (Schmidt, 1969, 1975; Леонович, Иванов. 1978, и др.).

Наличие в хордотональной сенсилле различающихся по строению рецепторных клеток определяет своего рода морфологическую поляризацию сенсиллы. В связи с этим обращает на себя внимание тот факт.

что в джонстоновом органе личинок *Aeschna* и *Coenagrion* сенсиллы расположены строго упорядоченно по отношению к продольной оси ножки антенны и находящимся рядом с ними сенсиллам. Как видно на поперечном разрезе через реснички рецепторных клеток сенсилл (рис. 5), центры ресничек 3-х рецепторных клеток сенсиллы образуют вершины равнобедренного треугольника. При этом реснички располагаются в сенсиллах таким образом, что образованные их центрами треугольники повернуты по отношению друг к другу в разных сенсиллах на угол, кратный 90° Аналогичная строго упорядоченная ориентация сенсилл по отношению к находящимся рядом с ними сенсиллам была обнаружена также в джонстоновом органе скорпионницы *Panorpa communis* (Леонович, Иванов, 1978) и, по всей вероятности, является характерной чертой структурной организации джонстоновых органов насекомых.

Согласно современным представлениям, при адекватной стимуляции хордотональных сенсилл эффективные силы приложены к ресничкам рецепторных клеток. Предполагается, что действие этих сил может приводить к сгибанию ресничек (Taylor, 1967a, b; Howse, 1968) или сжатию их вершин (Howse, 1968). Параметры эффективных сил, т. е. их амплитуда, направление и т. д., зависят от устройства и вязко-эластических свойств вспомогательных элементов механорецепторного органа. В джонстоновом органе личинок стрекоз к таким вспомогательным элементам относятся кутикулярные оболочки, окружающие реснички рецепторных клеток, и сочленовная мембрана, с наружной поверхностью которой соединены вершины этих кутикулярных оболочек. В связи с этим, представляют интерес две особенности строения этих вспомогательных элементов органа, одна из которых касается формы кутикулярных оболочек, окружающих реснички рецепторных клеток, а вторая — строения волокнистого слоя сочленовной мембраны. Как видно на рис. 8, кутикулярная оболочка волнообразно изогнута. Поэтому следует ожидать, что действие эффективных сил может приводить к сгибанию или разгибанию кутикулярной оболочки и расположенных в ней ресничек рецепторных клеток.

Что же касается сочленовной мембраны, то основная характерная ее особенность состоит в том, что кутикулярные волокна внутреннего волокнистого слоя этой мембраны изогнуты в плоскости, проходящей через продольную ось ножки антенны (рис. 1, 3, 16). При вращении жгутика антенны по отношению к ее ножке сочленовная мембрана деформируется. При этом наибольшей деформации должны подвергаться, очевидно, внутренние слои сочленовной мембраны, что следует непосредственно из анализа устройства сочленения жгутика антенны с ножкой (см. рис. 3). В связи с этим обращает на себя внимание тот факт, что кривизна кутикулярных волокон волокнистого слоя сочленовной мембраны закономерно изменяется по направлению от наружной поверхности мембраны к ее внутренним слоям: чем дальше эти волокна расположены от наружной поверхности сочленовной мембраны, тем больше их кривизна (рис. 3). На основании этих данных можно полагать, что при вращении жгутика антенны, например, в правую сторону должно происходить разгибание волокон, расположенных справа от продольной оси ножки антенны, и соответственно сгибание волокон, находящихся слева от этой оси. При электронномикроскопическом исследовании антенн, жгутики которых наклонены по отношению к их ножкам, было обнаружено, что волокна волокнистого слоя сочленовной мембраны действительно имеют меньшую кривизну в той части ножки, в направлении которой был наклонен жгутик антенны (рис. 20).

Приведенные выше данные схематически представлены на рис. 28. Как видно на этом рисунке, вращение жгутика антенны может приводить к изменению формы кутикулярных оболочек, окружающих рес-

нички рецепторных клеток. При этом форма кутикулярных оболочек изменяется неодинаково в разных частях ножки антенны. Поскольку реснички рецепторных клеток сенсиллы имеют разную длину и занимают различное положение в кутикулярной оболочке, то при изгибании кутикулярной оболочки может происходить, по всей вероятности, рас-

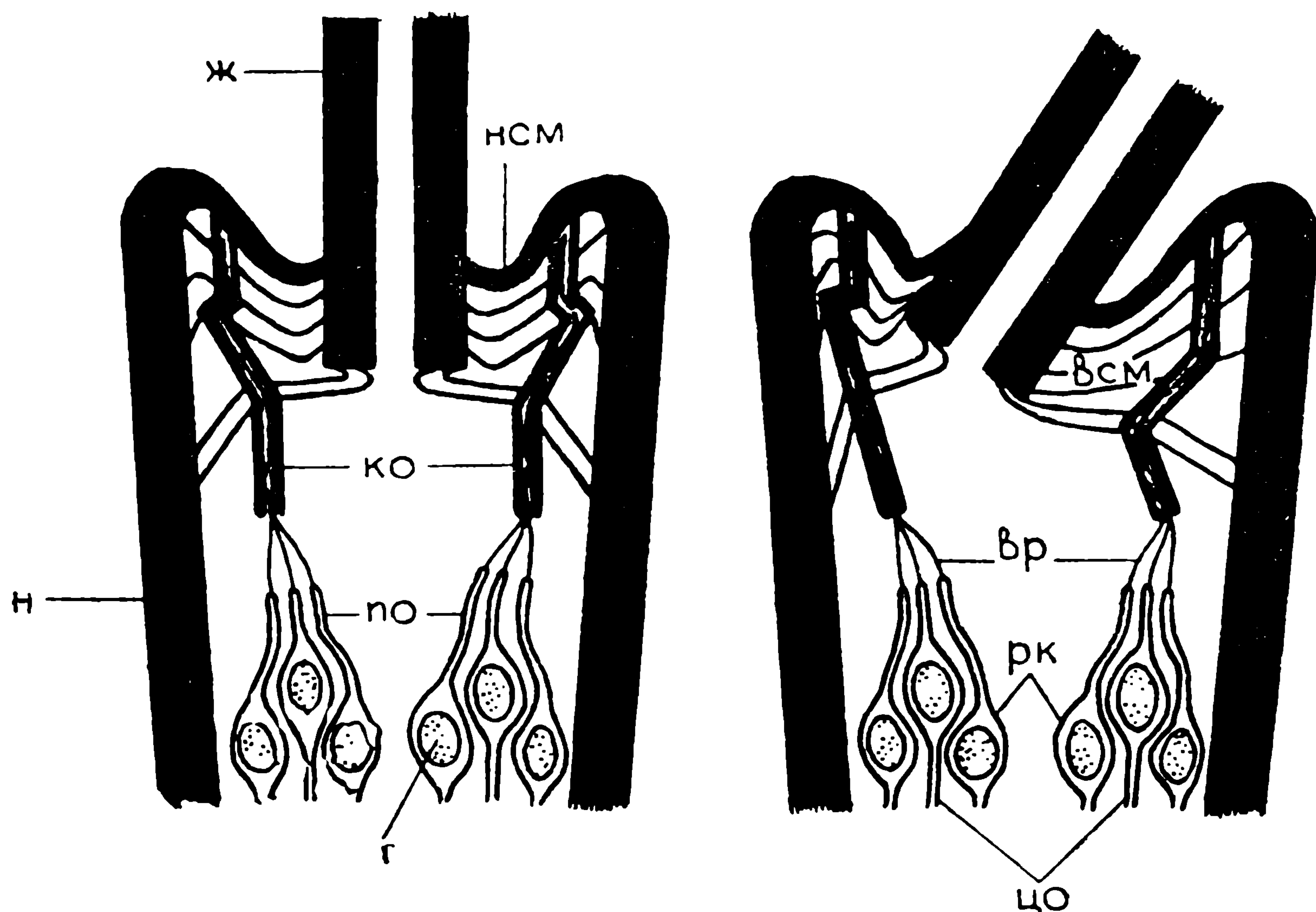


Рис. 28. Схема, иллюстрирующая характер изгибания видоизмененных ресничек рецепторных клеток хордотональных сенсилл джонстонова органа личинки стрекозы при вращении жгутика антенны.

вр — видоизмененная ресничка, *всм* — внутренний волокнистый слой сочленовной мембраны, *ж* — жгутик антенны, *ко* — кутикулярная оболочка, *н* — ножка антенны, *нсм* — наружный слой сочленовной мембраны, *по* — периферический отросток, *рк* — рецепторная клетка, *цо* — центральный отросток, *я* — ядро.

тяжение ресничек одних рецепторных клеток и сжатие ресничек других клеток.

Рассмотренные выше основные черты структурной организации джонстонова органа: наличие нескольких типов рецепторных клеток в хордотональных сенсиллах, строго определенная ориентация ресничек этих клеток по отношению друг к другу и упорядоченное расположение хордотональных сенсилл в органе, — могут играть, по-видимому, важную роль для определения направления вращения жгутиков антенн и, возможно, также других параметров, характеризующих движения антенн.

ЛИТЕРАТУРА

Заварзин А. (Zawarzin A.). Histologische Studien über Insekten. II. Das sensible Nervensystem der Aeschnalarven. — Z. wiss. Zool., 1912, Bd. 100, S. 245—286.

Иванов В. П. Ультраструктурная организация хеморецепторных сенсилл антенн жука-плавунца *Acilius sulcatus*. — Ж. эвол. биохимии и физиол., 1966, т. 2, № 5, с. 462—472.

Иванов В. П. Электронномикроскопическое исследование Джонстонова органа жука *Acilius sulcatus*. — В сб.: Физиология и биохимия беспозвоночных. Л., «Наука», 1968, с. 140—151.

Иванов В. П. Ультраструктурная организация хеморецепторов насекомых. — Тр. Всесоюзн. энтомол. общ., 1969, т. 53, с. 301—333.

Леонович С. А., В. П. Иванов. Тонкое строение джонстонова органа *Panorpa communis* (Mecoptera, Panorpidae). — Зоол. ж., 1978, т. 57, вып. 2, с. 214—221.

Berg J. S. V. Fine structural studies of Johnston's organ in the tobacco hornworm moth, *Manduca sexta* (Johannson). — J. Morphol., 1971, vol. 133, N 4, p. 439—456

Blaney W. M., R. F. Chapman. The fine structure of the terminal sensilla on the

maxillary palps of *Schistocerca gregaria* (Forskäl), (Orthoptera, Acrididae). — Z. Zellforsch., 1969, Bd. 99, H. 1, p. 74—97.

Burkhardt D., G. Schneider. Die Antennen von *Calliphora* als Anzeiger der Fluggeschwindigkeit. — Z. Naturforsch., 1957, Bd. 12b, S. 139—143.

Burkhardt D., M. Gewecke. Mechanoreception in Arthropoda: the chain from stimulus to behavioral pattern. — Cold. Spring Harbor. Symp. Quant. Biol., 1965, vol. 30, p. 601—614.

Child C. M. Ein bisher wenig beachtetes antennales Sinnesorgan der Insekten, mit besonderer Berücksichtigung der Culiciden und Chironomiden. — Z. wiss. Zool., 1894, Bd. 58, H. 3, S. 475—528.

Debauche H. Étude cytologique et comparée de l'organe de Johnston des insectes. — Cellule, 1936 vol. 45, p. 77—148.

Dethier V. G. The Physiology of Insect senses. John Wiley a. Sons, Inc., New York, 1963, 266 p.

Eggers F. Zur Kenntnis der antennalen stiftführenden Sinnesorgane der Insekten. — Z. Morphol. u. Ökol. Tiere, 1924, Bd. 2, H. 3/4, S. 259—349.

Gaffal K. P., H. Tichy, J. Theiß, G. Seelinger. Structural polarities in mechanosensitive sensilla and their influence on stimulus transmission (Arthropoda). — Zoomorphologie, 1975, vol. 82, p. 79—103.

Gnatzy W., K. Schmidt. Die Feinstruktur der Sinneshaare auf den Cerci von *Gryllus bimaculatus* Deg. (Saltatoria, Gryllidae). IV. Die Häutung der Kurzen Borstenhaare. — Z. Zellforsch., 1972a, Bd. 126, H. 2, S. 223—239.

Gnatzy W., K. Schmidt. Die Feinstruktur der Sinneshaare auf den Cerci von *Gryllus bimaculatus* Deg. (Saltatoria, Gryllidae). V. Die Häutung der langen Borstenhaare an der Cercusbasis. — J. Microsc., 1972b, vol. 14, N 1, p. 75—84.

Heran H. Wahrnehmung und Regelung der Flugeigengeschwindigkeit bei *Apis mellifica* L. — Z. vergl. Physiol., 1959, Bd. 42, H. 2, S. 103—163.

Howse P. E. The structure of the subgenual organ and certain other mechanoreceptors of the termite *Zootermopsis angusticollis* (Hagen). — Proc. Roy. Entomol. Soc. Lond., 1965, vol. A40, N 10—12, p. 137—146.

Howse P. E. The fine structure and functional organization of chordotonal organs. — Symp. Zool. Soc. Lond., 1968, N 23, p 167—198.

Johnston C. Auditory apparatus of the *Culex* mosquito. — Quart. J. Micr. Sci., 1855, Old Series, vol. 3, p. 97—102.

Risler H., K. Schmidt. Der Feinbau der Scolopidien im Johnstonschen Organ von *Aëdes aegypti* L. — Z. Naturforsch., 1967, Bd. 22b, H. 7, S. 759—762.

Schmidt K. Entwicklung der Scolopidien im Johnstonschen Organ von *Aëdes aegypti* während der Puppenphase. — Verh. Dtsch. Zool. Ges. Heidelberg (1967), Zool. Anz., 1968, Suppl. 31, S. 750—762.

Schmidt K. Der Feinbau der stiftführenden Sinnesorgane im Pedicellus der Florfliege *Chrysopa* Leach. (Chrysopidae, Planipennia). — Z. Zellforsch., 1969, Bd. 99, H. 3, S. 357—388.

Schmidt K. Vergleichend morphologische Untersuchungen über den Feinbau der Ciliarstrukturen in den Scolopidien des Johnstonschen Organs holometaboler Insekten. — Verh. Dtsch. Zool. Ges., 1970, Bd. 64, S. 88—92.

Schmidt K. Die Mechanorezeptoren im Pedicellus der Eintagsfliegen (Insecta, Ephemeroptera). — Z. Morphol. Tiere, 1974, Bd. 78, H. 3, S. 193—220.

Schmidt K. Das Johnstonschen Organ der primär flügellosen Ectognatha (*Lepisma,* Zygentoma; *Machilis,* Archaeognatha). — Cytobiologie, 1975, Bd. 11, H. 1, S. 153—171.

Schwartzkopff J. Mechanoreception. — In: The Physiology of Insecta. Academic Press, New York a. London, 1964, vol. 1, p. 509—561.

Slifer E. H. The thin-walled olfactory sense organs on insect antennae. — In: Insects and Physiology. Oliver & Boyd, Ltd., Edinburgh, 1967, p. 233—260.

Slifer E. H., J. J. Prestage, H. W. Beams. The chemoreceptors and other sense organs on the antennal flagellum of the grasshopper (Orthoptera, Acrididae). — J. Morphol., 1959, vol. 105, N 1, p. 145—190.

Taylor R. C. The anatomy and adequate stimulation of a chordotonal organ in the antennae of a hermit crab. — Comp. Biochem. a. Physiol., 1967a, vol. 20, p. 709—717.

Taylor R. C. Functional properties of the chordotonal organ in the antennal flagellum of a hermit crab. — Comp. Biochem. a. Physiol., 1967b, vol. 20, p. 719—729.

Uga S., M. Kuwabara. On the fine structure of the chordotonal sensillum in antenna of *Drosophila melanogaster*. — J. Electron Microsc., 1965, vol. 14, p. 173—181.

НАРУЖНАЯ УЛЬТРАСТРУКТУРА ОРГАНА ГАЛЛЕРА ИКСОДОВЫХ КЛЕЩЕЙ ПОДСЕМЕЙСТВА IXODINAE (ACARINA, IXODOIDEA) В СВЯЗИ С СИСТЕМАТИКОЙ ЭТОЙ ГРУППЫ

Ю. С. Балашов и С. А. Леонович

Орган Галлера является важнейшим дистантным рецепторным органом иксодоидных клещей — переносчиков опасных инфекций, имеющим важное этологическое и эволюционное значение. Строение органа Галлера у тех или иных клещей отражает поэтому, в определенных пределах, филогенетические взаимоотношения в различных группах Ixodoidea. Авторами проводятся планомерные исследования строения органа Галлера у иксодоидных клещей методиками растровой электронной микроскопии (Балашов, Леонович, 1976, 1977), важные для понимания некоторых аспектов поведения клещей и их филогении. Данная работа посвящена строению органа Галлера у клещей подсемейства Ixodinae, представленного в мировой фауне единственным родом *Ixodes* (Филиппова, 1977). В работе использовались клещи из спиртовой коллекции ЗИН АН СССР, любезно предоставленные Н. А. Филипповой, которой авторы приносят благодарность. Был исследован орган Галлера самцов, самок, нимф и личинок следующих видов клещей (в тех случаях, когда мы не имели возможности изучить все фазы развития какого-либо вида, это оговаривается в скобках с указанием изученных фаз)

Надсемейство Ixodoidea Murray
Семейство Ixodidae Murray
Подсемейство Ixodinae Murray
Род *Ixodes* Latr.
1. Подрод *Exopalpiger* Schulze
1. *I. trianguliceps* Bir.
2. Подрод *Ixodiopsis* Fil.
2. *I. angustis* Neum.
3. Подрод *Ceratixodes* Neum.
3. *I. uriae* White
4. Подрод *Pholeoixodes* Schulze
4. *I. lividus* Koch.
5. Подрод *Scaphixodes* Schulze
5. *I. signatus* Bir.
6. *I. caledonicus* Nutt. (самка, личинки)
6. Подрод *Trichotoixodes* Resnik
7. *I. frontalis* Panzer (имаго)
7. Подрод *Pomerantzevella* Fil.
8. *I. simplex* Neum. (самка)

8. Подрод *Eschatocephalus* Frauen.
9. *I. vespertilionis* Koch. (самка, личинки)
9. Подрод *Partipalpiger* Hoog., Cliff., Saito et Keirans.
10. *I. ovatus* Neum. (имаго)
10. Подрод *Ixodes (s. str.)* Latr.
11. *I. ricinus* (L.)
12. *I. persulcatus* Schulze
13. *I. redikorzevi* Ol. (имаго)

Предварительная обработка препаратов для просмотра в растровом электронном микроскопе описана ранее (Балашов, Леонович, 1976). Готовые препараты изучались и фотографировались в растровом электронном микроскопе Stereoscan-2A (Кембридж) при ускоряющем напряжении 30 kv.

Орган Галлера парный, размещается на дорсальной поверхности каждой из передних лапок клещей (рис. 1, 2) и включает в себя 2 основных отдела — капсулу и переднюю группу сенсилл, вокруг которых расположены группы дистальных и посткапсулярных волосковых органов (рис. 3).

Ранее было показано (Леонович, 1976), что орган Галлера клещей подсемейства Ixodinae обладает общим планом строения органа, названным иксодинным. Тонкое внутреннее строение органа Галлера иксодинного типа было изучено на примере *I. persulcatus* (Леонович, 1977). Однако цитируемая работа (Леонович, 1976) носила характер предварительного сообщения, подробный разбор основных черт строения органа Галлера данного типа и его возможных модификаций среди Ixodinae не был приведен. Поэтому представляется целесообразным произвести подобное сравнительное исследование, дополнив его накопившимися за последнее время литературными сведениями о строении органа Галлера у иксодин.

Подрод Ixodes *(s. str.)*. Орган Галлера таежного клеща *I. persulcatus* подробно исследован на сериях срезов (Леонович, 1977) в просвечивающем электронном микроскопе. Основными чертами общеанатомического характера в строении органа Галлера у этого вида являются: закрытая капсула, образованная разрастанием верхних краев стен капсулярного углубления, в результате чего образовалось одно небольшое капсулярное отверстие округлой формы (рис. 3, 4); сенсиллы передней группы (пористый, по два бороздчатых и тонких, а также конический волоски — всего 6) помещаются в обширном углублении продолговатой формы дистальнее капсулярного отверстия (рис. 3, 4); имеются 2 пары особо устроенных дистальных волосков (рис. 3). Посткапсулярные волоски располагаются аморфно проксимальнее капсулы (рис. 3).

Те же сходные черты мы обнаруживаем в строении органа Галлера *I. ricinus* (рис. 5), полностью сохраняющиеся у нимфальной фазы (рис. 6). Волоски передней группы сенсилл представлены теми же типами и в том же наборе, что и у *I. persulcatus* (рис. 7). Личиночные фазы *I. persulcatus* и *I. ricinus* отличаются от имаго и нимф отсутствием одной из пар дистальных волосков, части посткапсулярных, а также одного из бороздчатых в составе передней группы сенсилл (рис. 8).

Основное отличие в строении органа Галлера у *I. redikorzevi* заключается в больших размерах капсулярного отверстия, сквозь которое видны вершины 7 капсулярных волосков (рис. 9). Наличие 7 сенсилл в капсуле весьма типично для многих иксодин, что было установлено нами при удалении части крышки капсулы.

Ни в одном из случаев нам не удалось обнаружить признаков полового диморфизма в строении органа Галлера; поэтому приводимые

сведения о его строении у имаго относятся в равной степени к самцам и самкам каждого из видов.

Подрод. Ixodiopsis. Изученный нами *I. angustis* обнаруживает сходство основных признаков в строении органа Галлера с перечисленными выше (рис. 10). Наиболее существенные отличия заключаются в форме капсулярного отверстия — оно слегка вытянуто перпендикулярно продольной оси тарзального членика, изрезано в проксимальной области. Число посткапсулярных волосков меньше, чем у описанных выше клещей (рис. 10).

Подрод Trichotoixodes. *I. frontalis*. Строение органа Галлера близко к таковому изученных *Ixodes (s. str.)*. Капсулярное отверстие крупное. Имеется дополнительный короткий дистальный волосок (помимо обычных для *Ixodes (s. str.)* двух пар, каждая из которых состоит из короткого и длинного пористого волосков), этот волосок помещается между парами (рис. 11). Боковые волоски смещены по направлению к капсуле (сравнить рис. 11 с рис. 3, 9, 10).

Подрод Partipalpiger. *I. ovatus*. Капсулярное отверстие округлое, крупных размеров (рис. 12). В целом строение органа близко к таковому *Ixodes (s. str.)*.

Подрод Pholeoixodes. У изученного нами *I. lividus* углубление для сенсилл передней группы небольшое, глубокое, округлой формы (рис. 13). Волоски передней группы тех же типов и в том же наборе, что у *I. persulcatus*. Капсулярное отверстие вытянуто параллельно продольной оси членика, сильно изрезанное в проксимальной области (рис. 13). Такая же форма отверстия типична и для личинки (рис. 14), в составе органа Галлера которой так же, как мы видели у *I. ricinus* (рис. 8), отсутствует одна из пар дистальных волосков и один из бороздчатых в передней группе сенсилл (рис. 14).

Подрод Exopalpiger. *I. tranguliceps*. Глубокая ямка для сенсилл передней группы, очень крупное капсулярное отверстие, располагающееся практически в этой же ямке (рис. 15, 16). Длинные дистальные волоски мощно развиты, посткапсулярные тяготеют к рядному расположению (рис. 15).

Все перечисленные виды иксодин обладают капсулой закрытого типа. Однако у части Ixodinae мы обнаружили открытую капсулу органа Галлера. Под открытой капсулой мы подразумеваем такое ее строение, когда все волоски капсулярных сенсилл размещаются открыто или в небольшом углублении, как, например, у *I. uriae* (рис. 17). В тех же случаях, когда волоски глубоко погружены в углубление, верхние края которого образуют над ними навес, как, например, у *I. trianguliceps* (рис. 16), мы говорим уже о закрытой капсуле с большим капсулярным отверстием.

Открытая капсула отмечена у представителей подродов *Ceratixodes, Scaphixodes, Eschatocephalus и Pomerantzevella.*

Подрод Ceratixodes. До недавнего времени выделялся в отдельный род. Представлен всесветно распространенным видом *I. uriae* и обнаруженным только в Новой Зеландии *I. jaksoni.*

Орган Галлера *I. uriae* значительно отличается на первый взгляд от описанных выше: открытая капсула, полное отсутствие углубления для сенсилл передней группы (рис. 17). Сами волоски передней группы сенсилл по форме отличны от таковых вышеописанных видов (рис. 18). Однако просмотр на больших увеличениях сканирующего микроскопа убеждает в полной идентичности типов волосков в составе органа *I. uriae* (рис. 19—24) таковым *I. persulcatus* (Леонович, 1977). Отличия в их наборе заключаются в присутствии дополнительного пористого волоска — у *I. uriae* их два (рис. 18—20), против одного у представителей всех других подродов *Ixodes*. Капсулярных волосков 7, как у большинства иксодин (рис. 25). Дистальных волосков одна пара

(рис. 17). В органе Галлера личинки отсутствуют те же типы волосков, что и у прочих иксодин, а также дополнительный пористый волосок. В капсуле личинки помещаются лишь 4 капсулярных волоска.

Подрод Scaphixodes. Открытая капсула характерна и для представителя *Scaphixodes I. signatus* (рис. 27). Передняя группа сенсилл

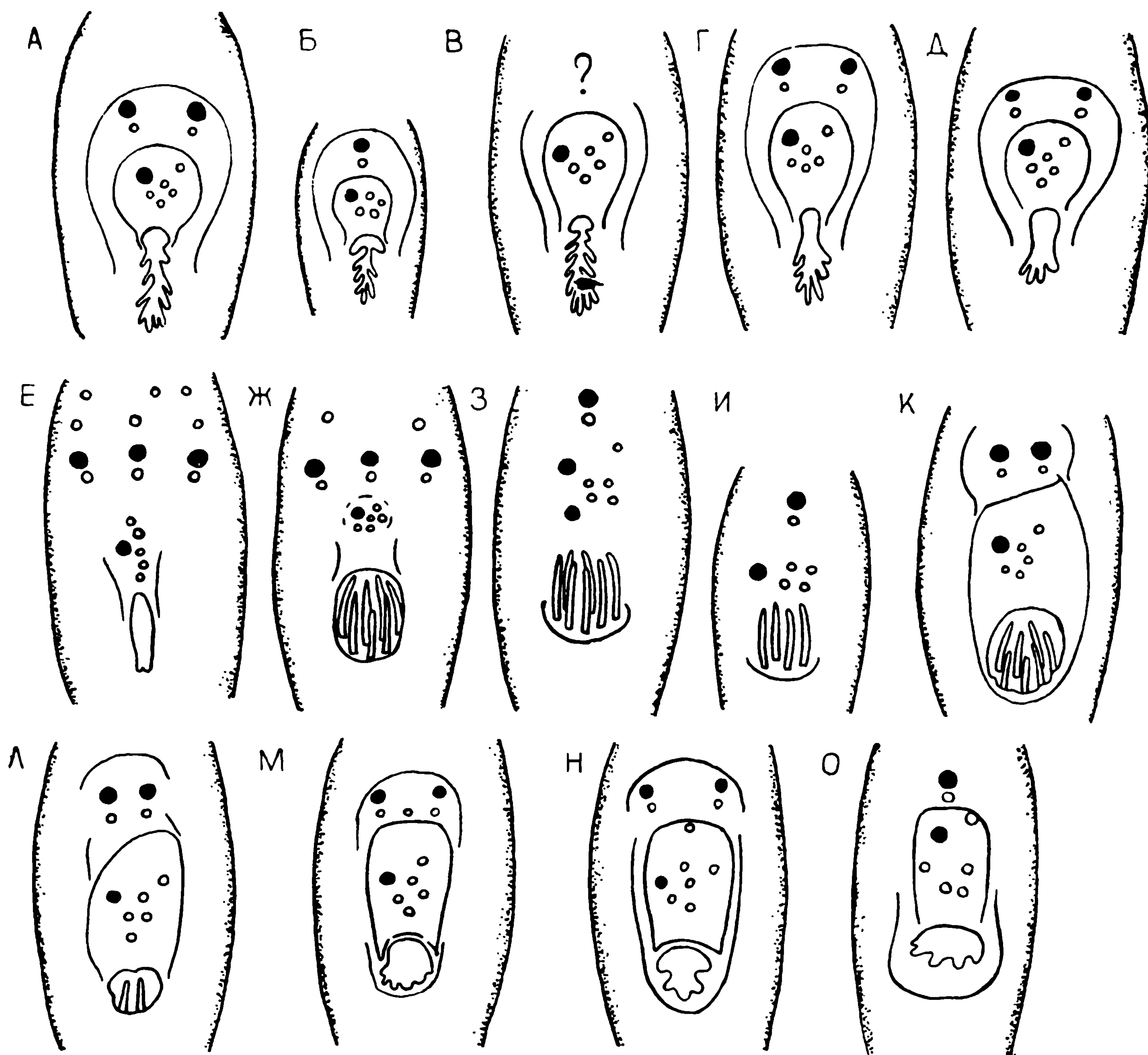


Рис. 31. Схематическое изображение внешнего строения органа Галлера клещей рода *Ixodes* (вид сверху).

Часть рисунков выполнена с фотографий, опубликованных в работах других авторов. Вопросительными знаками на схеме обозначены структуры органа Галлера, которые не проиллюстрированы этими авторами соответствующими фотографиями или не видны на приводимых ими фотографиях вследствие плохой сохранности материала. Подродовая принадлежность клещей дается по Н. А. Филипповой (1977) и указывается в скобках за их видовыми названиями.

А — *I. lividus (Pholeoixodes)*, Б — личинка *I. lividus*, В — *I. crenulatus (Pholeoixodes)*, (по Sixl et al., 1973), Г — *I. arboricola (Pholeoixodes)*, (по Honzakova et al., 1975), Д — *I. texanus (Pholeoixodes)*, (по Homsher, Sonenshine, 1975), Е — *I. caledonicus (Scaphixodes)*, Ж — *I. signatus (Scaphixodes)*, З — *I. uriae (Ceratixodes)*, И — личинка *I. uriae*, К — *I. trianguliceps (Exopalpiger)*, Л — *I. ovatus (Partipalpiger)*, М — *I. frontalis (Trichotoixodes)*, Н — *I. brunneus (Trichotoixodes)*, (по Homsher, Sonenshine, 1977), О — *I. capromydis (Alloixodes)*, (по Cerny et al., 1975).

сконцентрирована на небольшом участке, выраженное углубление отсутствует (рис. 27). Волоски тех же типов и в том же наборе, что и у *I. persulcatus* (рис. 28). Дистальных волосков 3 пары (рис. 27, 28), имеются дополнительные мощные дистальные волоски, отличающиеся микроструктурой поверхности от «обычных» дистальных волосков.

Основное отличие в строении органа Галлера у представителя этого же подрода *I. caledonicus* от *I. signatus* заключается в наличии у первого закрытой капсулы, с узким капсулярным отверстием, вытя-

нутым параллельно продольной оси тарзального членика. Остальные признаки — типичные для подрода.

Подроды Eschatocephalus и Pomerantzevella. У представителя *Eschatocephalus*, — *I. vespertilionis*, углубление для сенсилл передней группы вытянутое, сенсиллы (их шесть, типичного для *Ixodes* набора) располагаются в ряд, параллельный продольной оси углубления и, соответственно, тарзального членика (рис. 29, 30). В капсуле располагаются

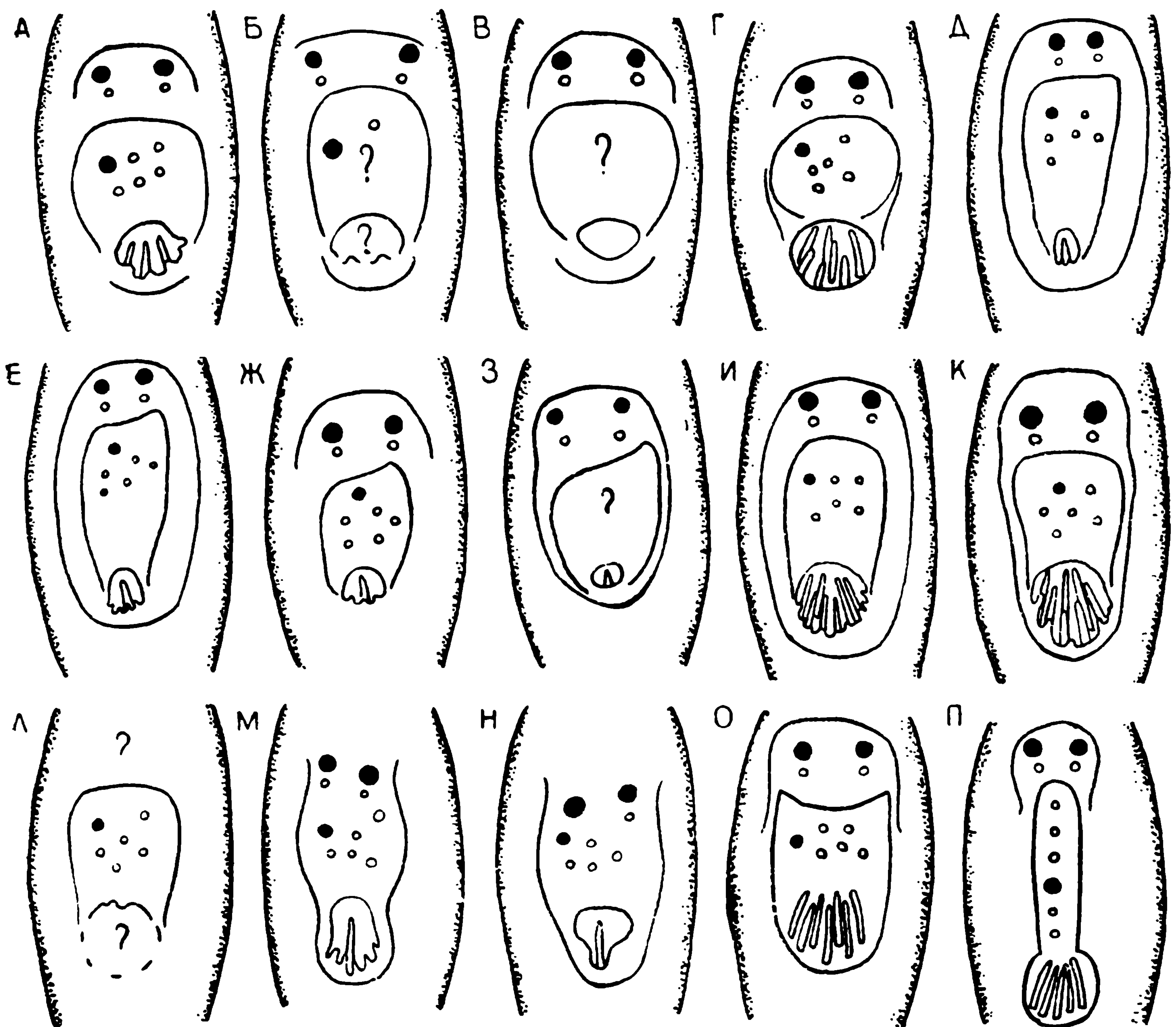


Рис. 32. Схематическое изображение внешнего строения органа Галлера клещей рода *Ixodes* (вид сверху).

А — *I. angustis (Ixodiopsis)*, Б — *I. cookii (Ixodiopsis)*, (по Homsher, Sonenshine, 1975), В — *I. marxi (Ixodiopsis)*, (по Homsher, Sonenshine, 1975), Г — *I. granulatus (Ixodiopsis)*, (по Homsher, Sonenshine, 1975), Д — *I. persulcatus (Ixodes s. str.)*, Е — *I. ricinus (Ixodes s. str.)*, Ж — *I. muris (Ixodes s. str.)*, (по Homsher, Sonenshine, 1975), З — *I. scapularis (Ixodes s. str.)*, (по Homsher, Sonenshine, 1975), И — *I. redicorzevi (Ixodes s. str.)*, К — *I. boliviensis (Ixodes s. str.)*, (по Homsher, Sonenshine, 1975), Л — *I. dentatus (Ixodes s. str.)*, (по Homsher, Sonenshine, 1975), М — *I. loricatus* (?), (по Homsher, Sonenshine, 1975), Н — *I. luciae* (?), (по Homsher, Sonenshine, 1975), О — *I. simplex (Pomerantzevella)*, П — *I. vespertilionis (Eschatocephalus)*.

5 капсулярных волосков (рис. 29, 30); углубление, в котором они размещены, отделено от углубления для передней группы сенсилл невысокой перегородкой (рис. 29, 30).

У представителя *Pomerantzevella I. simplex* 7 открыто расположенных капсулярных волосков сидят в том же углублении, что и волоски сенсилл передней группы, в его проксимальной области.

Сведения по строению органа Галлера у клещей подсемейства Ixodinae, полученные в настоящей работе и дополненные литературными данными, приведены на рис. 31, 32.

Таким образом, видно, что для всех изученных Ixodinae характерен один и тот же иксодинный тип строения органа Галлера, подробно изученный на примере *I. persulcatus* (Леонович, 1977). Основные черты

этого типа: закрытая капсула с округлым или слегка вытянутым капсулярным отверстием, или же капсула открытая, размещение сенсилл передней группы в углублении, сходный набор этих сенсилл, — выявляются у основного числа представителей Ixodinae (рис. 31, 32), что особенно отчетливо видно при сравнении со вторым подсемейством семейства Ixodidae — Amblyomminae (Балашов, Леонович, 1976) и с аргасовыми клещами (Балашов, Леонович, 1977). Даже в случае сильных отличий *(I. uriae)* общая совокупность признаков в строении органа у данного вида неизмеримо ближе к таковой характерных для всего подсемейства Ixodinae, нежели к какой-либо другой группе.

В литературе делались попытки использовать особенности наружной ультраструктуры органа Галлера для систематики Ixodinae (Homsher, Sonenshine, 1975, 1977). Однако в силу большого числа артефактов, в упомянутых статьях были выделены лишь несколько признаков в строении органа Галлера, которым приписывается таксономическое значение: размеры и форма углубления для сенсилл передней группы, степень «крутизны» стен углубления, форма капсулярного отверстия, различия в наборе волосков передней группы сенсилл. Два последних признака использовались не всегда адекватно, в силу плохой сохранности препаратов.

Мы выделяем следующие признаки: открытая или закрытая капсула, форма капсулярного отверстия (или характер капсулярного углубления в случае открытой капсулы), наличие углубления для сенсилл передней группы, его форма, число дистальных волосков, число и расположение посткапсулярных волосков, присутствие дополнительных волосков (кроме «обычного» набора) в том или ином из отделов органа. Помимо этих основных признаков при разграничивании строения органа Галлера между близкими видами могут иметь значение и такие «габитуальные» черты, как развитие бугорка, на котором располагаются дистальные волоски, наличие валиков, окружающих основные отделы органа, и другие. Попробуем теперь сопоставить имеющиеся к настоящему времени данные о строении органа Галлера Ixodinae с систематическими подразделениями этого подсемейства.

Род *Ixodes* в настоящее время разными исследователями подразделяется на различное количество подродов, трактуемых неодинаково (Clifford et al., 1973; Филиппова, 1977). Так, Н. А. Филиппова выделяет в составе рода подроды (здесь упоминаются лишь те, в которые входят исследованные нами или другими авторами в отношении микроструктуры органа Галлера виды клещей): *Exopalpiger, Partipalpiger, Ixodiopsis, Ceratixodes, Pholeoixodes, Scaphixodes, Trichotoixodes, Pomerantzevella, Eschatocephalus, Ixodes s. str.* и другие (Филиппова, 1977).

Клиффорд, Зоненшайн, Кейранз и Колс (Clifford et al., 1973), в отличие от приведенного разделения, объединяют в общий подрод *Ixodiopsis* с *Pholeoixodes,* включают в подрод *Ixodes s. str.* представителей *Trichotoixodes* и клещей группы «loricatus», объединяют подроды *Eschatocephalus* и *Pomerantzevella.* При анализе данных по микроструктуре органа Галлера клещей *Ixodes* мы приходим к выводу о большей правомочности разделения *Ixodes* на подроды, принимаемого Филипповой (1977). Так, представители подрода *Pholeoixodes* (изученный нами *I. lividus* и исследованные разными авторами *I. canisuga (=I. crenulatus), I. arboricola* и *I. texanus)* обладают сходным характерным типом строения капсулярного отверстия (рис. 31 А—Д): оно вытянуто параллельно продольной оси членика, сильно изрезано в проксимальной области. В то же время, у клещей *Ixodiopsis* (рис. 32 А—Г) капсулярное отверстие выглядит совершенно иначе: оно овальное, чуть вытянуто в перпендикулярном направлении по отношению к оси членика.

Ряд особых черт присущ и представителям подрода *Scaphixodes* (рис. 31 Е, Ж): три пары дистальных волосков обычного строения,

дополнительные мощные дистальные волоски. Капсулярное отверстие или вытянутое параллельно продольной оси членика (*I. caledonicus*), или же капсула открытая (*I. signatus, I. unicavatus*) (Schulze, 1941). Весьма примечательно, что открытая капсула пока обнаружена только у тех *Ixodes*, для которых характерно паразитирование на морских птицах *(I. uriae, I. signatus, I. unicavatus)* или в условиях влажных пещер на летучих мышах (*I. simplex, I. vespertilionis*). *I. caledonicus (Scaphixodes)*, паразитирующий на наземных птицах, отличается от представителей этого же подрода *I. signatus* и *I. unicavatus* (паразиты морских птиц) закрытой капсулой, сохраняя характерные для подрода признаки в строении органа, — три пары дистальных волосков и дополнительные волоски.

Строение органа Галлера *I. uriae (Ceratixodes)* (рис. 31 З, И) говорит о несомненной обособленности этого подрода, ранее выделявшегося в род. К сожалению, мы были лишены возможности исследовать орган Галлера второго представителя *Ceratixodes* — обнаруженного только в Новой Зеландии *I. jaksoni*. Также трудно пока выделять общие черты в ряде подродов, изученных нами по 1 виду (*Exopalpiger, Partipalpiger)*; однако видно, что строение органа Галлера у этих клещей в общем близко к таковому *Ixodiopsis, Trichotoixodes, Ixodes* и *Alloixodes* (рис. 31 Л—О; 32 А—Л).

При сравнении органа Галлера у представителей группы «loricatus» *(I. loricatus, I. luciae)* (рис. 32 М, Н) и подрода *Ixodes s. str.* (рис. 32 Д—Л) видно, что отличие в строении органа у этой группы от *Ixodes s. str.* довольно значительное: здесь полностью отсутствует передняя «стенка» углубления, хотя боковые хорошо выражены, и дистальные волоски помещаются в том же самом углублении, в котором находятся сенсиллы передней группы. Это свидетельствует против включения клещей группы «loricatus» в состав подрода *Ixodes s. str.* производимого Clifford et al. (1973).

Подтверждение самостоятельности подродов *Eschatocephalus* и *Pomerantzevella*, принимаемой Филипповой (1977), мы видим и в строении органа Галлера у этих клещей (рис. 32 О, П).

Н. А. Филиппова выявляет среди всех *Ixodes* две основные эколого-морфологические эволюционные линии: одна из них представлена подродами *Coxixodes, Ceratixodes, Pholeoixodes* и *Scaphixodes*, другая — *Exopalpiger, Endopalpiger, Sternalixodes, Ixodiopsis, Partipalpiger, Afrixodes, Trichotoixodes* и *Ixodes s. str.* (Филиппова, 1977).

Полученные нами данные по органу Галлера клещей *Ixodes*, а также анализ имеющихся в литературе сведений показывают, что и по строению органа Галлера среди всех *Ixodes* можно выделить две основные линии, отличающиеся строением органа и совпадающие в общих чертах с разделением Филипповой (1977).

Для одной из них (*Ceratixodes, Scaphixodes, Pholeoixodes*) характерна или открытая капсула, или же узкое капсулярное отверстие, вытянутое параллельно оси членика; часто в органе наблюдаются значительные вторичные изменения — исчезает углубление для сенсилл передней группы, исчезают или появляются дополнительные дистальные волоски и т. д.

В подродах, составляющих вторую линию, мы наблюдаем округлое отверстие капсулы и выраженное углубление для сенсилл передней группы. Открытая капсула или отсутствие углубления для передней группы здесь не наблюдаются.

Обладающие своеобразным строением основных отделов органа *I. vespertilionis (Eschatocephalus)* и *I. simplex (Pomerantzevella)* относятся к подродам с неясными филогенетическими отношениями с остальными подродами *Ixodes* (Филиппова, 1977). Значительные изменения вторичного характера в строении органа Галлера (рядное расположе-

ние сенсилл передней группы, 5 капсулярных волосков у *I. vespertilionis* и т. п.) затрудняют сближение этих видов с какой-либо из линий и связаны, вероятно, со специализацией к паразитированию на летучих мышах.

Особенности жизненного цикла клещей подсемейства Ixodinae и связанные с ними черты их строения, вероятно, первично вырабатывались применительно к контакту с прокормителем вне убежища (Беклемишев, 1951, 1954). У обладающих гнездо-норовым типом паразитизма Ixodinae обнаруживаются лишь ослабленные черты пастбищных паразитов (Филиппова, 1977), что отчетливо выявляется и в строении органа Галлера в обеих морфо-экологических эволюционных линиях Ixodinae. У представителей линии *Coxixodes — Scaphixodes,* характеризующейся в основном относительно ранним переходом к гнездо-норовому паразитизму, часто наблюдается появление вторичных изменений в строении органа Галлера, в то время как во второй линии *(Endopalpiger — Ixodes s. str.),* характеризующейся развитием, главным образом, приспособлений к пастбищному паразитизму, можно отметить совершенствование типично «иксодинных» черт строения органа, прослеживаемое в разных подродах.

Перешедшие позднее к гнездо-норовому паразитизму некоторые представители второй линии (например, из *Ixodes s. str.)* сохраняют в целом эти черты в строении органа Галлера.

В заключение следует отметить, что подобная связь строения органа Галлера с филогенией Ixodinae проявляется лишь в виде некоторых общих тенденций. Строгие морфологические ряды в данном случае отсутствуют, что может объясняться большой древностью рецентных группировок Ixodinae.

ЛИТЕРАТУРА

Балашов Ю. С., С. А. Леонович. Морфологические особенности органа Галлера иксодовых клещей трибы Amblyommatini (Acarina, Ixodidae). — Энтомол. обозр., 1976, т. 55, № 4, с. 946—952.

Балашов Ю. С., С. А. Леонович. Сравнительное исследование органа Галлера аргасовых клещей (Ixodoidea, Argasidae) в растровом электронном микроскопе. — В сб.: Морфология и диагностика клещей. Л., 1977, с. 24—33.

Беклемишев В. Н. Паразитизм членистоногих на наземных позвоночных, пути его возникновения. — Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, 1951, т. 20, № 2, с. 151—160; № 3, с. 233—241.

Беклемишев В. Н. Паразитизм членистоногих на наземных позвоночных. II. Основные направления его развития. — Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, 1954, т. 22, № 1, с. 3—20.

Леонович С. А. Морфология органа Галлера у клещей семейства Ixodidae (Acarina, Ixodoidea). Исследования в растровом электронном микроскопе. — В сб.: Проблемы зоологии. Л., «Наука», 1976, с. 59—61.

Леонович С. А. Электронно-микроскопическое исследование органа Галлера клеща *Ixodes persulcatus* (Ixodidae). — Паразитология, 1977, т. II, № 4, с. 340—347.

Филиппова Н. А. Иксодовые клещи подсем. Ixodinae. Фауна СССР. Паукообразные. Л., «Наука», 1977, т. 4, вып. 4, с. 1—386.

Černý V., W. Sixl, H. Waltinger. Scanning electron microscopic studies of the morphology of *Ixodes capromydis* nymphs and adults. — Folia parasitol. (Praha), 1975, vol. 22, p. 141—143.

Clifford C. M., D. E. Sonenshine, J. E. Keirans, G. M. Kohls. Systematics of the subfamily Ixodinae (Acarina, Ixodoidea). 1. The subgenera of *Ixodes.* — Ann. Entom. Soc. Amer., 1973, vol. 66, N 3, p. 489—500.

Homsher P. J., D. E. Sonenshine. Scanning electron microscopy of ticks for systematic studies. 1. Fine structure of Haller's organ in ten species of *Ixodes.* — Trans. Amer. Micr. Soc., 1975, vol. 94, N 3, p. 368—374.

Homsher P. J., D. E. Sonenshine. Scanning electron microscopy of ticks for systematic studies. 2. Structure of Haller's organ in *Ixodes brunneus* and *Ixodes frontalis.* — J. med. Ent., 1977, vol. 14, N 1, p. 93—97.

Honzakova E., W. Sixl, H. Waltinger. Scanning electron microscopy of the ticks *Ixodes laguri* and *Ixodes arboricola:* surface structures of Haller's organ. — Folia parasitol. (Praha), 1975, vol. 22, p. 241—245.

Sixl W., E. Dengg, H. Waltinger. Scanning electron microscope investigation on ticks, with special regards to the sensillae, Haller's organ and the apical palpal segment. — Proc. 3rd. Int. Congr. Acarol., Prague (1971), 1973, p. 53—54.

УЛЬТРАСТРУКТУРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ООГЕНЕЗА У ИКСОДОВОГО КЛЕЩА HYALOMMA ASIATICUM

А. С. Райхель

Одной из важнейших особенностей иксодоидных клещей, обеспечивающих совершенные взаимоотношения с патогенными микроорганизмами, является.способность к их трансовариальной передаче.

Для выяснения механизма данного процесса необходимы детальные знания ультратонкого строения яичника и ультраструктурных аспектов оогенеза. Наряду с этим подобные исследования имеют самостоятельное сравнительно-цитологическое значение, и тем более ценны, учитывая значительный пробел в изучении Chelicerata. Вследствие важности указанных проблем исследованию различных аспектов оогенеза посвящено значительное число светооптических работ (см. Балашов, 1967; Oliver, 1974). Вопросы оогенеза освещены и в ряде электронно-микроскопических работ Aeschlimann, Hecker, 1967, 1969, 1970; Hecker, Aeschlimann, 1970; Brinton, 1971; Brinton, Oliver, 1971a, 1971b). Однако имеющиеся данные далеко не полны и в ряде случаев противоречивы, поэтому исследования ультраструктуры яичника и особенностей оогенеза у иксодоидных клещей сохранили свою актуальность и нуждаются в дальнейшей детализации.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В работе использовали самок *H. asiaticum* P. Sch. e. E. Schl. из лабораторной культуры на различных стадиях питания (с 1 по 7 сутки) и подготовки к яйцекладке (6, 12 сутки после окончания питания).

Обработку материала производили по описанной ранее методике (Райхель, 1975). Ультратонкие срезы исследовали в электронных микроскопах Tesla BS-613 и Tesla-500.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Ультраструктура яичника. Как показали электронномикроскопические исследования, яичник *H. asiaticum* обладает ультраструктурной организацией, сходной с таковой изученных видов иксодовых и аргасовых клещей (Aeschlimann, Hecker, 1967, 1969; Hecker, Aeschlimann, 1970; Brinton, Oliver, 1971a). Снаружи яичник окружен соединительнотканной оболочкой — tunica prorpia, состоящей из нескольких слоев фибриллярной структуры (рис. 5). Как предполагается (Балашов, 1967; Brinton, Oliver, 1971a), она формируется за счет деятельности гемоцитов или иных клеток внутренней среды. Вокруг яичника располагается большое число подобных клеток, причем многие из них находятся в непосредственном контакте с tunica prorpia (рис. 1A). Яичник окружен наружным эпителием и тонкими соединительно-

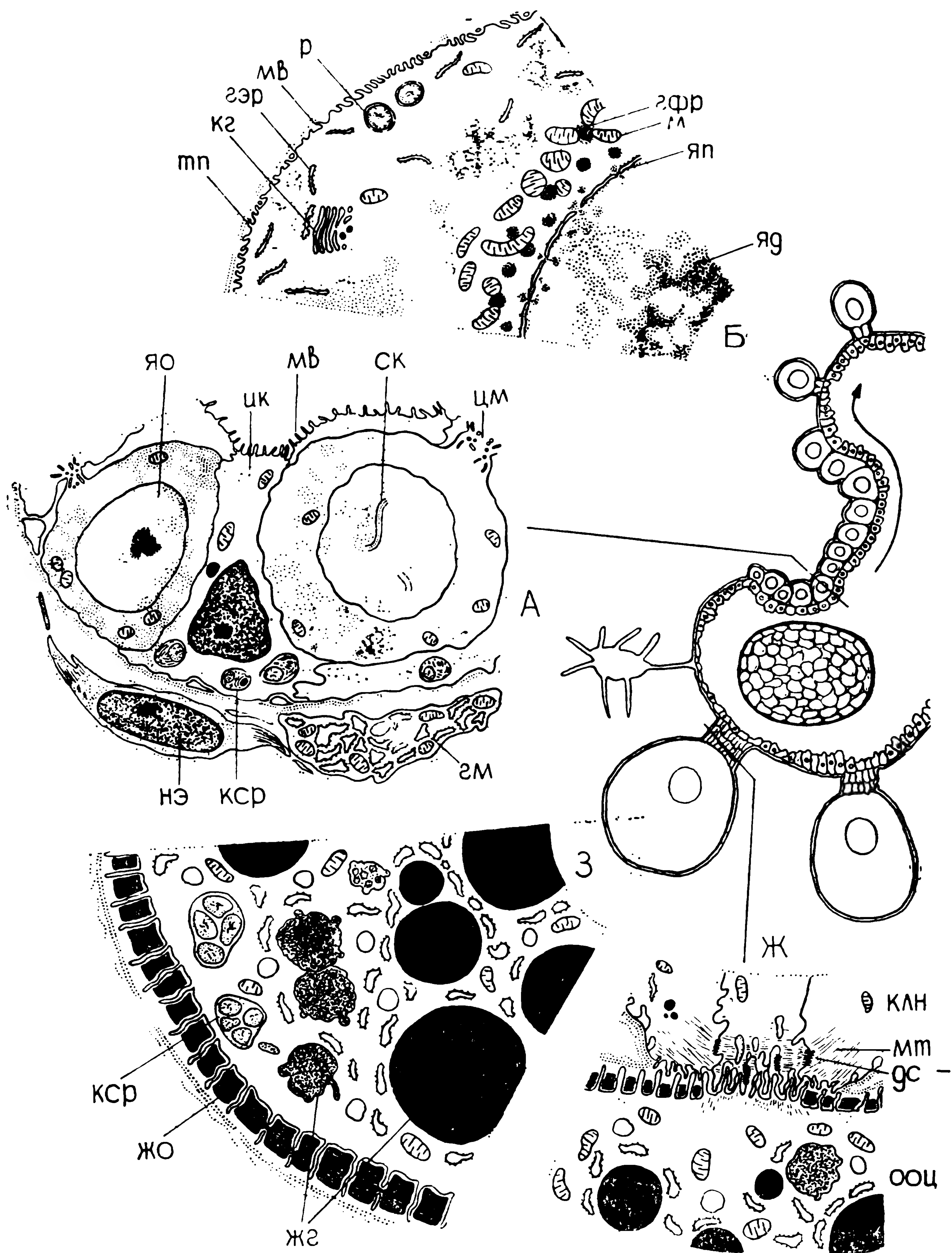
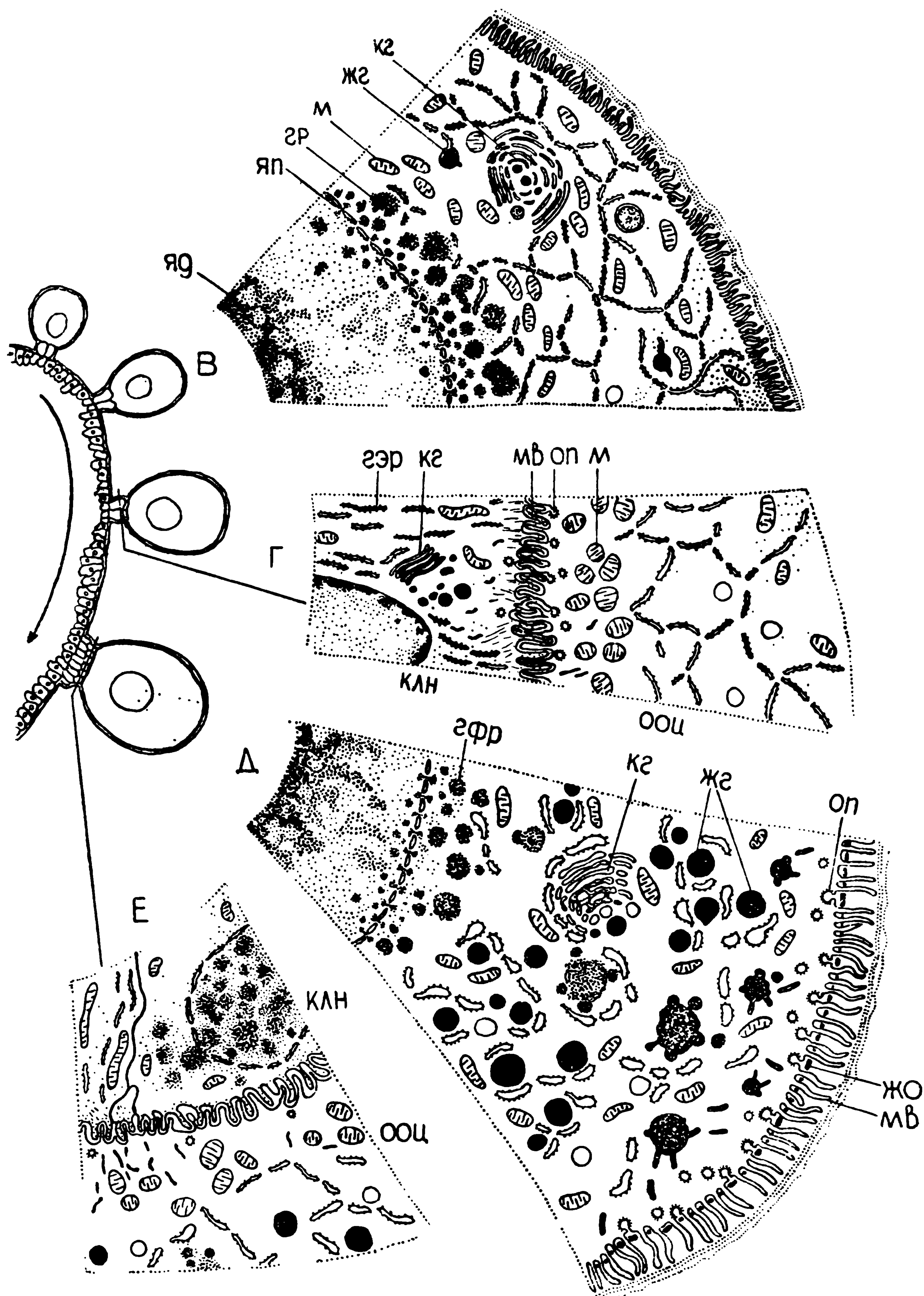


Рис. 1. Схема ультратонкой организации

А — ооциты на стадии малого роста, Б — цитоплазматическая фаза большого роста, В —
ный период вителлогенеза, начало формирования желточной оболочки, Е — соединение с ножкой,
гм — гемоцит, *гр* — гранулярные рибопротеины, *гэр* — гранулярный эндоплазматический ретикулум,
точные гранулы, *жо* — желточная оболочка, *ик* — интерстициальная клетка, *кг* — комплекс Голь-
роворсинки, *мт* — микротрубочки, *нэ* — наружный эпителий, *ооц* — ооцит, *оп* — окаймленный пузы-
ский мостик, *яд* — ядрышко, *яо* — ядро ооцита, *яп* — ядерные поры.



развивающихся ооцитов *H. asiaticum.*

**эндогенный период вителлогенеза, Г — характер соединения с ножкой в это время, Д — экзоген-
Ж — соединение с ножкой в период формирования оболочки З — поздний вителлогенез.
гфр — гранулярно-фибриллярные рибопротеины, *дс* — десмосомоподобные структуры, *жг* — жел-
джи, *клн* — клетка ножки, *кср* — колонии симбиотических риккетсий, *м* — митохондрии, *мв* — мик-
рек, *р* — риккетсии, *ск* — синаптонемальный комплекс, *тп* — tunica prорria, *цм* — цитоплазматиче-**

тканными оболочками. Стенка яичника построена из генеративных и интерстициальных клеток, за счет интенсивного деления которых происходит увеличение его размеров. Интерстициальные клетки, окружающие генеративные элементы, имеют весьма сложную форму. Апикальные части клеток, ограничивающих просвет яичника, покрыты микроворсинками. Ядра содержат многочисленные глыбки хроматина, цитоплазма бедна органоидами. Многие интерстициальные клетки заполнены микроколониями «симбиотических» риккетсий *Wolbachia* (рис. 5), которые обладают характерными для стадии голодания чертами строения (Чебанов, 1972; Райхель, 1975, 1978).

Генеративный материал в яичнике только что перелинявших самок *H. asiaticum* представлен оогониями и ооцитами первого порядка ранних стадий развития. Оогонии лежат ближе к дорзальной борозде, на противоположной же стороне яичника локализуются ооциты (рис. 1). В зоне борозды, которая проходит вдоль всего яичника, наблюдаются наиболее активные митотические деления и располагаются генеративные клетки самых ранних стадий. Оогонии и ооциты обладают округлой или овальной формой. Между дочерними клетками имеются межклеточные мостики (рис. 4), в каждом из которых располагается комплекс микротрубочек. Подобные структуры характерны для генеративных клеток и отмечены у других видов иксодоидных клещей (Aeschlimann, Hecker, 1967, 1969; Hecker, Aeschlimann, 1970; Brinton, 1971; Brinton, Oliver, 1971a). Цитоплазма как оогониев, так и ооцитов, находящихся на стадии малого роста или первой стадии (Балашов, 1963, 1967), плотная и содержит свободные рибосомы. Мелкие митохондрии немногочисленны и имеют округлую форму. Ядра оогониев округлой или овальной формы занимают значительную часть клетки. Их кариоплазма содержит плотные глыбки и гранулы хроматина. У ооцитов также сохраняется высокое ядерно-плазменное отношение. Кариоплазма заполнена гранулярным материалом и тонкими фибриллами. В ядрах некоторых ооцитов обнаружены синаптонемальные комплексы, которые представляют собой характерную для мейотических ядер структуру, необходимую для конъюгации гомологичных хромосом и имеют типичное для этого образования строение (Грузова, 1977). Их наличие указывает, что ядра ооцитов находятся на начальных стадиях профазы первого деления созревания (зиготены, пахитены). Вакуолизированное ядрышко данной стадии гетероморфно; наряду с фибриллярным, в нем представлен гранулярный компонент (рис. 1 А, 2, 3).

Оогенез. Для иксодоидных клещей в силу отсутствия у развивающихся ооцитов питающих клеток характерен солитарный тип оогенеза. По этой причине у них наблюдается значительный вклад самого ооцита в специфические, присущие исключительно оогенезу процессы, обеспечивающие образование яйцеклетки и развитие будущего зародыша. Стимулом к дальнейшему развитию ооцитов является начало кровососания, в результате которого ооциты заканчивают период малого роста и приступают к большому. Последний подразделяется на две стадии: первую половину занимает цитоплазматический рост, во время которого происходит интенсивный рост ядра и цитоплазмы, вторую — трофоплазматический рост, во время которого осуществляется вителлогенез.

Цитоплазматический рост характеризуется быстрым формированием клеточных органоидов, практически отсутствующих в оогониях и ооцитах на стадии малого роста. Резко возрастает число митохондрий, при этом они приобретают типичную удлиненную форму и более крупные размеры. Гранулярный эндоплазматический ретикулум, цистерны которого приобретают удлиненные узкие профили, образует весьма разветвленную сеть (рис. 1 Б, В, 6). Комплексы Гольджи, появляющиеся в начале цитоплазматического роста, имеют простое строе-

ние, однако позднее в околоядерной зоне ооцитов формируются скопления, включающие до 10 и более комплексов (рис. 7). В центральной зоне такого образования располагается большое число электронноплотных тел размером от 0.08 до 0.15 мкм. При дальнейшем развитии число скоплений комплексов возрастает, и они уже разбросаны по цитоплазме ооцита. Подобные скопления комплексов отмечены при развитии ооцитов у иксодового клеща *D. andersoni* (Brinton, Oliver, 1971b) и мечехвоста *Limulus polyphemus,* для которого характерен сходный тип оогенеза (Dumont, Anderson, 1967). Столь сложный морфогенез комплексов Гольджи находит свое объяснение в связи со значительной ролью, которую играют эти органоиды на различных этапах развития яйцеклетки, особенно при солитарном типе оогенеза. С их активностью связано образование эндогенного желтка, компонентов желточной оболочки и другие процессы (Айзенштадт, 1977).

Для развития ооцитов большое значение имеет поступление различных веществ из гемолимфы. Растущие ооциты выступают над поверхностью яичника и отграничены от гемолимфы лишь соединительнотканной оболочкой — tunica prorpia, которая, по всей видимости, как и у насекомых, хорошо проницаема даже для таких крупных молекул как белки (Telfer, 1965; Anderson, Spielmann, 1971). Важную роль в процессах обмена с гемолимфой играют микроворсинки. В ооцитах *H. asiaticum* и других исследованных видов иксодоидных клещей в период цитоплазматического роста они быстро возрастают в числе и размерах (рис. 1 Б, В, 6). Резко увеличивая поверхность ооцита, они служат основой для всасывания низкомолекулярных веществ, необходимых для построения органоидов самого ооцита и интенсивно протекающих в нем синтетических процессов.

Ядро в период большого роста. Ядра развивающихся ооцитов достигают лишь стадии диплотены. Дальнейший процесс мейотических преобразований хромосом, завершающийся редукцией их числа, протекает уже в сформированных яйцах и стимулируется процессом оплодотворения (Горощенко, 1960, 1965). При переходе же к большому росту ядра ооцитов *H. asiaticum* значительно увеличиваются в размерах, а в их ультраструктуре наблюдается целый ряд изменений, свидетельствующих о резкой активизации деятельности, что характерно для солитарного типа оогенеза (см. Грузова, 1975, 1977). В нашем случае происходит типичное для подобного процесса образование огромного числа пор на ядерной оболочке (рис. 10). Ядерный материал на этой стадии представлен почти исключительно эухроматином. Отмечено формирование специализированных, интенсивно работающих хромосом типа ламповых щеток, описанных ранее в ооцитах иксодоидных клещей на светооптическом уровне (Горощенко, 1965). Структура ядрышка в ооцитах *H. asiaticum* указывает на его чрезвычайно высокую активность. Оно приобретает крупные размеры, достигая 20—30 мкм, и содержит, главным образом, гранулярный компонент. Гранулы размером около 15—20 нм образуют скопления в краевых участках ядрышка. В кариоплазме вокруг ядрышка заметна зона гранул такого же размера, имеющих, по всей видимости, рибонуклеопротеиновую природу (рис. 8). Предполагается, что ядрышки ооцитов, наряду с хромосомами типа ламповых щеток, обеспечивают образование огромных количеств различных типов РНК, необходимых для синтетических процессов в ооците и в будущем зародыше (см. Грузова, 1975, 1977; Айзенштадт, 1977).

Выведение РНК в виде рибонуклеопротеинов из ядра в цитоплазму составляет весьма характерную черту оогенеза. Как показывают наши исследования, процесс транспорта ядерного материала в цитоплазму в ооцитах *H. asiaticum* наблюдается на всем протяжении большого роста и носит весьма сложный и дифференцированный характер. В на-

чале цитоплазматической фазы отмечено выведение рибопротеинов, формирующих вокруг ядра скопления размером 200—300 нм. Они состоят из фибрилл толщиной около 8—10 нм и гранул размером 12—15 нм. Данные агрегаты вступают в контакт с митохондриями, большое количество которых окружает в это время ядро (рис. 8, 9). Число митохондрий, контактирующих одновременно с одной рибопротеиновой структурой, может быть различным, причем в зоне контакта на наружной мембране митохондрии видны повторяющиеся палочковидные структуры (рис. 9). Выведение из ядра фибриллярного рибопротеинового материала, контактирующего с митохондриями, наблюдалось в ооцитах многих животных. Предполагается, что данные образования представляют собой особый тип РНК, играющий важную роль в развитии зародыша, однако значение связи подобных структур с митохондриями до конца не ясно (Айзенштадт, 1975). Сходные структуры в ооцитах отмечены и у иксодового клеща *D. andersoni* (Brinton, Oliver, 1971b). Однако авторы не отмечают столь строгой приуроченности их выведения к началу превителлинового периода развития ооцитов.

Второй тип структур, выводимых из ядра развивающихся ооцитов *H. asiaticum,* — это рибосомоподобные гранулы размером 15—20 нм. Удается проследить транспорт данных гранул от ядрышка к ядерной оболочке и прохождение их через поры (рис. 10), где они формируют гантелевидные структуры. Они также формируют скопления вокруг ядра (рис. 11), которые в отличие от первых не контактируют с митохондриями. Выведение рибопротеинового материала данного типа достигает максимума в конце фазы цитоплазматического роста. В это время вокруг ядра образуются крупные скопления гранул размером до 1 мкм. Выведение рибосомоподобных гранул у иксодоидных клещей описано при исследовании оогенеза *Ornithodoros moubata* и *Rhipicephalus bursa* (Aeschlimann, Hecker, 1969; Hecker, Aeschlimann, 1970). У *H. asiaticum* рибопротеиновый материал гранулярного типа выводится из ядра в течение всего вителлогенеза, хотя в это время данный процесс происходит менее интенсивно и формируются скопления меньшего размера. Наряду с ним, в период вителлогенеза выводится и фибриллярный материал, образующий околоядерные скопления вместе с гранулами (рис. 12). Контакт последних с митохондриями не отмечался.

Кроме того, в конце превителлогенеза, начале вителлогенеза наблюдается формирование около ядра пузырьков размером 0.5—1 мкм (рис. 12). Они содержат сходный с ядерным мелкозернистый материал и ограничены двухмембранной оболочкой. Последняя морфологически подобна ядерной, но не имеет пор. Наружная мембрана некоторых пузырьков контактирует с митохондриями. Описанные образования, по-видимому, также осуществляют транспорт ядерного материала в цитоплазму. Подобный способ его транспорта, известный как «блеббинг», имеет место у многих животных и может осуществляться пузырьками, ограниченными как одной из мембран ядерной оболочки, так и, подобно нашему случаю, обеими (Baker, Franchi, 1969; Грузова, 1977).

Вителлогенез является одним из важнейших процессов, происходящих в период оогенеза. Формирующиеся при этом желточные гранулы, совокупность которых принято называть белковым желтком, представляют собой сложное комплексное соединение. У иксодоидных клещей выделено две фракции белкового желтка — липовителлина, состоящих из гемогликолипопротеидов (Diehl, 1970; Boctor, Kamel, 1976). Как показывают литературные (Aeschlimann, Hecker, 1969; Hecker, Aeschlimann, 1970; Brinton, Oliver, 1971b) и наши данные, образование белкового желтка у иксодоидных клещей протекает в две фазы: ранняя — эндогенная и поздняя — экзогенная.

В эндогенную фазу вителлогенеза, роль которой у клещей очень велика, происходит образование компонентов желтка за счет сформи-

рованного в период цитоплазматического роста синтетического аппарата самого ооцита. Особенно значителен вклад эндогенных источников в построение гликопротеиновой части желтка. У *H. asiaticum* наблюдается высокая синтетическая активность участвующего в этом процессе гранулярного эндоплазматического ретикулума. В период вителлогенеза цистерны, число которых очень велико, имеют на срезах короткие расширенные профили с мелкозернистым содержимым (рис. 13). Кроме того, с деятельностью этого органоида связано появление в цитоплазме тел размером 1—2 мкм с мелкозернистым плотным содержимым. Их мембраны теряют рибосомы и впоследствии утрачивают связь с цистернами ретикулума (рис. 15, 16). Данные тела, по всей видимости, представляют собой определенную стадию формирования эндогенного желтка. Подобный способ формирования определенных стадий желточных гранул, связанный с высокой активностью гранулярного эндоплазматического ретикулума, описан для ракообразных и некоторых других животных. Однако, как показывают последние исследования, окончательное формирование желточных гранул происходит в комплексе Гольджи (Beams, Kessel, 1963, 1973; Beams, Sekhon, 1966; Nørrevang, 1968; Айзенштадт, 1977).

Развитие комплексов Гольджи в ооцитах *H. asiaticum* в период вителлогенеза также указывает на их важную роль в этом процессе. Выше отмечался сложный морфогенез этих органоидов, происходящий во время цитоплазматического роста. В период вителлогенеза в морфологии и функционировании комплексов Гольджи происходят существенные изменения. Описанные выше скопления распадаются, и в цитоплазме ооцита появляются многочисленные одиночные комплексы. Каждый комплекс состоит из коротких цистерн с электроннопрозрачным содержимым и тельцами размером до 1 мкм (рис. 13). Последние морфологически сходны с мультивезикулярными телами, которым придается большое значение в формировании желточных гранул у многих животных (Nørrevang, 1968; Айзенштадт, 1977), в том числе и иксодоидных клещей (Aeschlimann, Hecker, 1969; Hecker, Aeschlimann, 1970; Brinton, Oliver, 1971b). У *H. asiaticum* они, сливаясь друг с другом, формируют более крупные тела, заполненные мелкозернистым содержимым, которые в свою очередь объединяются с иными предшественниками зрелых желточных гранул (рис. 14).

В настоящее время установлено, что у большинства животных значительная часть белкового компонента желтка поступает из гемолимфы или крови животного в ооциты в готовом виде (Telfer, 1965; Schjeide et al., 1970). Большое иммунохимическое сходство белков желтка с таковыми гемолимфы, продемонстрированное для клещей, свидетельствует, что у них также имеет место экзогенное образование части желточных белков, которые, по всей видимости, синтезируются клетками средней кишки (Diehl, 1970; Boctor, Kamel, 1976). Поглощение этих белков, как показывают электронномикроскопические исследования, происходит, подобно другим животным, окаймленными пузырьками, представляющими собой универсальные структуры, специализированные для эндоцитоза белков (Roth, Porter, 1964). У *H. asiaticum* окаймленные пузырьки размером около 0.15 мкм появляются после формирования зоны микроворсинок, однако массовый эндоцитоз, составляющий вторую, экзогенную фазу вителлогенеза, совпадает с началом образования желточной оболочки (рис. 18, 19). Как видно на рис. 19, каждый пиноцитозный пузырек содержит электроннопрозрачное вещество, а его мембрана несет слой субъединиц. Пузырьки, погрузившиеся в цитоплазму, подвергаются слиянию, при этом образуются вакуоли, которые часто соединяются с пузырьками трубчатыми выростами. Сходная картина наблюдалась при эндоцитозе белков в ооцитах некоторых рыб и насекомых (Droller, Roth, 1966; Anderson, 1969),

однако для клещей отмечена не была. В результате конденсации поглощаемых веществ плотность в вакуолях повышается и их содержимое приобретает мелкозернистую умеренноплотную консистенцию. Подобные вакуоли, объединяясь вместе с образующимися эндогенным путем предшественниками желтка, формируют зрелые желточные гранулы (рис. 13, 17).

В период вителлогенеза наряду с образованием желточных гранул происходит накопление в цитоплазме липидных капель, совокупность которых обозначают как жировой белок. Механизмы его образования не отличаются от формирования липидных включений в соматических клетках и не имеют очевидной связи с определенными клеточными органоидами.

Желточная оболочка. Процесс эндоцитоза белков в ооцит прекращается в результате формирования желточной оболочки. Последняя имеет кутикулярную природу и образуется исключительно за счет деятельности самого ооцита. Активную роль в ее образовании играют микроворсинки. Как видно на рис. 21, фрагменты оболочки закладываются между микроворсинками в непосредственном с ними контакте. Кроме того, по всей вероятности, в этом процессе участвуют электронноплотные пузырьки размером 0.08—0.1 мкм, в большом количестве располагающиеся в кортикальной зоне ооцита при формировании оболочки (рис. 21). Морфологически сходные плотные тельца имеются в некоторых комплексах Гольджи в превителлиновых и вителлиновый периоды (рис. 22). Активное участие в формировании желточной оболочки образующихся в комплексах Гольджи плотных пузырьков характерно и для насекомых (Beams, Kessel, 1969). Важно отметить, что при образовании наружной кутикулы клещей и других членистоногих также описаны подобные плотные пузырьки, появление которых связано с деятельностью этого органоида (Амосова, 1977). После окончательного формирования оболочки вокруг ооцита процесс вителлогенеза в нем заканчивается и сформированное яйцо под действием натяжения tunica propria выталкивается в просвет яичника.

Строение ножки. Развивающиеся ооциты у иксодоидных клещей связаны с яичником особой ножкой, которая формируется в период большого роста ооцита из клеток стенки яичника (рис. 1). Ряд авторов (Aeschlimann, Hecker, 1967, 1969; Hecker, Aeschlimann, 1970) считают это образование одним из возможных источников экстраооцитарных белков. Другие (Diehl, 1970; Brinton, Oliver, 1971b) полагают, что в силу незначительной площади контакта ножка может играть лишь механическую роль, удерживая ооцит. У *H. asiaticum* ультраструктура клеток ножки и характер соединения их с ооцитом меняется в ходе развития. В начале большого роста ножка построена из нескольких рядов клеток, сходных по строению с недифференцированными клетками. В зоне контакта ножки с ооцитом с обеих сторон образуются микроворсинки, которые на данной стадии развиты слабо. В период цитоплазматического роста происходит развитие клеток ножки, и к концу этого периода это образование построено из клеток с различной ультраструктурной организацией (рис. 1 Г, Е, 23, 24). Большинство клеток имеют цилиндрическую форму и обладают развитым синтетическим аппаратом. В их цитоплазме расположены многочисленные цистерны гранулярного эндоплазматического ретикулума, комплексы Гольджи. В области последних лежат электронноплотные тельца, образующие в некоторых клетках значительные скопления. В зоне соединения этих клеток с ооцитом формируются развитые взаимнопереплетающиеся микроворсинки, в области которых как со стороны ооцита, так и клеток ножки имеются окаймленные пузырьки (рис. 25). В области соединения в цитоплазме ооцита наблюдается высокая концентрация митохондрий (рис. 23), что как и другие описанные выше признаки свидетельствует

об имеющем место в конце периода цитоплазматического роста активном обмене веществ между клетками ножки и ооцитом. Значительно меньший, чем в кортикальной зоне цитоплазмы ооцитов, размер окаймленных пузырьков (около 75—80 нм) указывает, что в зоне контакта осуществляется перенос веществ иной природы. Впервые обнаруженное для клещей участие различных по размеру окаймленных пузырьков в процессах транспорта веществ в ооциты известно для рыб и насекомых (Droller, Roth, 1966; Anderson, 1969). В этих случаях оба типа пузырьков формируются по всей кортикальной зоне ооцита, что связано с наличием фолликулярного эпителия. Мелкие пузырьки (размером 75—80 нм) как и у *H. asiaticum* отмечены в превителлиновый период, в то время как более крупные (100 и 200 нм) осуществляют эндоцитоз белков во время экзогенной фазы вителлогенеза.

В описываемый период среди клеток ножки встречаются клетки, отличающиеся от прочих своей грушевидной формой и целым рядом ультраструктурных особенностей (рис. 24). Ядро подобной клетки, имеющее неправильную форму, содержит фибриллярный материал и многочисленные гранулы. Ядерная оболочка несет большое число пор. В цитоплазме встречаются скопления гранулярного материала (размер гранул около 15 нм), сходного с подобными структурами в ядре. В области соединения такой клетки с ооцитом также имеется зона микроворсинок, среди которых расположены цитоплазматические мостики, связанные с цитоплазмой ооцита (рис. 26). Описанные клетки отмечены лишь в конце стадии цитоплазматического роста. Интерпретация их функционального значения представляется преждевременной, однако наличие этих клеток еще раз указывает на сложные взаимоотношения клеток ножки и ооцита на определенных стадиях развития.

С началом вителлогенеза характер соединения ооцита с ножкой меняется. На его поверхности сначала по краям контакта формируются удлиненные цитоплазматические выросты. Последние проникают в цитоплазму клеток ножки, где закрепляются посредством десмосомоподобных структур. Число подобных выростов увеличивается и во время образования желточной оболочки практически весь контакт имеет описанное строение (рис. 1Ж, 27). Кортикальная зона цитоплазмы клеток ножки изобилует микротрубочками. Концентрации митохондрий в ооците в области контакта не наблюдается. Отсутствуют и пиноцитозные пузырьки. Подобное строение соединения указывает, что в период формирования оболочки клетки ножки выполняют исключительно механическую роль, удерживая выросший ооцит.

ЛИТЕРАТУРА

Айзенштадт Т. Б. Современные представления о детерминантах клеток зародышевого пути. — Онтогенез, 1975, т. 6, вып. 5, с. 427—441.

Айзенштадт Т. Б. Рост ооцитов и вителлогенез. — В кн.: Современные проблемы оогенеза. М., «Наука», 1977, с. 5—50.

Амосова Л. И. Ультратонкое строение покровов клеща *Hyalomma asiaticum* в период линьки. — В кн.: Морфология и диагностика клещей. Л., 1977, с. 34—41.

Балашов Ю. С. Периодизация оогенеза у аргасовых и иксодовых клещей. — В кн.: Паразитологический сборник. Л., «Наука», 1963, т. 21, с. 39—43.

Балашов Ю. С. Кровососущие клещи (Ixodoidea) — переносчики болезней человека и животных. Л., «Наука», 1967, 320 с.

Горощенко Ю. Л. О строении мужской гонады и особеностях сперматогенеза и оогенеза у аргасовых клещей. — В кн.: Вопросы цитологии и протистологии. М. — Л., «Наука», 1960, т. I, с. 187—196.

Горощенко Ю. Л. Цитологическое исследование некоторых особенностей гаметогенеза и кариологическое обоснование систематического подразделения аргасовых клещей. — Докл. на соиск. учен. степ. канд. биол. наук, 1965, Л., 28 с.

Грузова М. Н. Некоторые аспекты мейоза в овогенезе. — В кн.: Цитология и генетика мейоза. М., «Наука», 1975, с. 113—136.

Грузова М. Н. Ядро в оогенезе. — В кн.: Современные проблемы оогенеза. М., «Наука», 1977, с. 51—98.
Райхель А. С. Ультраструктурные особенности пищеварения и выделения у иксодоидных клещей. — Автореф. канд. дисс., Л., 1975, 23 с.
Райхель А. С. Выявление кислой фосфатазы в колониях риккетсий *Wolbachia* из мальпигиевых сосудов иксодового клеща *Hyalomma asiaticum*. — Цитолог., 1978, т. 20, № 3, с. 345—347.
Чебанов С. М. Особенности ультраструктурной организации и морфогенеза риккетсий в аргасовых клещах в связи с проблемой симбиоза. — Автореф. канд. дисс., М., 1972, 30 с.
Aeschlimann A., H. Hecker. Observations prêliminaires sur l'ultrastructure de l'ovocyte en dévéloppement chez *Ornithodoros moubata* Murray (Ixodoidea: Argasidae). — Acta trop., 1967, vol. 25, N 3, p. 225—243.
Aeschlimann A., H. Hecker. Vitellogenèse et formation cuticulaire chez l'oeuf *d'Ornithodoros moubata* Murray (Ixodoidea: Argasidae). Étude en microscope electronique. — Acarologia, 1969, vol. 11, N 2, p. 180—192.
Aeschlimann A., H. Hecker. Présence de membranes annelées dans les ovocytes *d'Ornithodoros moubata* Murray (Ixodoidea, Argasidae). — Acta trop., 1970, vol. 27, N 3, p. 268—270.
Anderson E. Oogenesis in the cockroach, *Periplaneta americana,* with special reference to the specialization of the oolemma and fate of coated vesicles. — J. Microsc., 1969, vol. 8, N 6, p. 721—738.
Anderson W. A., A. Spielmann. Permeability of the ovarian follicle of *Aedes aegypti* mosquitoes. — J. Cell Biol., 1971, vol. 50, N 1, p. 201—221.
Baker T. G., L. L. Franchi. The origin of cytoplasmic inclusions from the nuclear envelope of mammalian oocytes. — Z. Zellforsch., 1969, Bd. 93, H. 1, S. 45—55.
Beams H. W., R. G. Kessel. Electron microscope studies on developing cry-fish oocytes with special reference to the origin of yolk. — J. Cell Biol., 1963, vol. 18, N 3, p. 621—649.
Beams H. W., R. G. Kessel. Synthesis and deposition of oocyte envelopes (vitelline membrane, chorion) and the uptake of yolk in the Dragonfly (Odonata; Aeschnidae). — J. Cell Biol., 1969, vol. 4, N 1, p. 241—264.
Beams H. W., R. G. Kessel. Oocyte structure and early vitellogenesis in the trout, *Salmo gairdneri*. — Amer. J. Anat., 1973, vol. 136, N 1, p. 105—120.
Beams H. W., S. S. Sekhon. Electron microscope studies on the oocyte of the fresh-water mussel *(Anodonta),* with special reference to the stalk and mechanism of yolk deposition. — J. Morphol., 1966, vol. 119, N 4, p. 477—501.
Boctor F. N., M. Y. Kamel. Purification and characterization of two lipovitellins from eggs of the tick *Dermacentor andersoni*. — Insect. biochem., 1976, vol. 6, N 3, p. 233—240.
Brinton L. P. Ovarian intercellular bridges in *Dermacent andersoni* Stiles (Acari: Ixodidae). — Tissue and Cell, 1971, vol. 3, N 6, p. 615—622.
Brinton L. P., J. H. Oliver. Gross anatomical, histological and cytological aspects of ovarium development in *Dermacentor andersoni* Stiles (Acari: Ixodidae). — J. Parasitol., 1971a, vol. 57, N 4, p. 708—719.
Brinton L. P., J. H. Oliver. Fine structure of oogonial and oocyte development in *Dermacentor andersoni* Stiles (Acari: Ixodidae). — J. Parasitol., 1971b, vol. 57, N 4, p. 720—747.
Diehl P. A. Zur Oogenese bei *Ornithodoros moubata* (Murray) (Ixodoidea: Argasidae) unter besonderer Berucksichtigung der Vitellogenese. — Acta trop., 1970, vol. 27, N 4, p. 301—335.
Droller M. J., T. F. Roth. An electron microscope study of yolk formation during oogenesis in *Lebistes reticulatus* guppyi. — J. Cell Biol., 1966, vol. 28, N 2, p. 209—232.
Dumont J. N., E. Anderson. Vitellogenesis in the horseshoe crab *Limulus polyphemus*. — J. Microsc., 1967, vol. 6, N 7, p. 791—806.
Hecker H., A. Aeschlimann. Ultrastrukturelle Aspekte der bibildung bei *Rhipicephalus bursa* (Canestrini und Fanzago) (Ixodoidea, Ixodidae). — Z. Tropenmed. Parasitol., 1970, Bd. 21, H. 1, S. 31—45.
Nørrevang A. Electron microscopic morphology of oogenesis. — Int. Rev. Cytol., 1968, vol. 23, p. 113—186.
Oliver J. H. Symposium on reproduction of arthropods of medical and veterinary importance. IV. Reproduction in ticks (Ixodoidea). — J. Med. Entomol., 1974, vol. 11, N 1, p. 26—34.
Roth T. F., K. R. Porter. Yolk protein uptake in the oocyte of the mosquito *Aedes aegypti* L. — J. Cell Biol., 1964, vol. 20, N 2, p. 313—332.
Schjeide O. A., F. Galey, E. A. Grellert, R. San Lin, I. de Vellis, J. F. Mead. Macromolecules in oocyte maturation. — Biol. Reprod., 1970, suppl. 2, p. 14—43.
Telfer W. H. The mechanism and control of yolk formation. — Ann. Rev. Entomol., 1965, vol. 10, p. 161—184.

ТОНКОЕ СТРОЕНИЕ ВЫВОДЯЩИХ ПУТЕЙ ЖЕНСКОЙ ПОЛОВОЙ СИСТЕМЫ ИКСОДОВОГО КЛЕЩА HYALOMMA ASIATICUM

Ю. С. Балашов и А. С. Райхель

Анатомическое и гистологическое строение проводящих путей женской половой системы иксодоидных клещей, их развитие в онтогенезе достаточно детально освещено в светооптических работах (см. Балашов, 1964, 1967). Электронномикроскопические же данные по этим вопросам практически отсутствуют, лишь в работе Бринтона с соавторами (Brinton et al., 1974) приводятся сведения об ультратонком строении яйцеводов иксодового клеща *Dermacentor andersoni.* Не говоря уже о самостоятельной сравнительно-анатомической и гистологической ценности данных, изучение тонкой морфологии проводящих путей, железистого аппарата женской половой системы необходимы для понимания целого круга вопросов, касающихся конечных этапов сперматогенеза и поведения спермиев в протоках женской половой системы, деталей оплодотворения и яйцекладки, а также возможной роли сперматофоров в передаче некоторых риккетсий и других патогенных агентов в процессе спаривания и оплодотворения.

В настоящей статье приводятся результаты электронномикроскопического исследования выводящих путей женской половой системы *H. asiaticum* на некоторых стадиях гонотрофического цикла.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В работе использовали самок *H. asiaticum* P. Sch.. e. E. Schl. из лабораторной культуры на различных стадиях питания и подготовки к яйцекладке.

Обработку материала производили по описанной ранее методике (Балашов и Райхель, 1974). Ультратонкие срезы исследовали в электронных микроскопах Tesla BS-613 и Tesla-500.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Яйцеводы. У иксодовых клещей яйцеводы представлены парой тонких трубок, отходящих от концов яичника и делающих несколько глубоких петлеобразных изгибов. Дистальные концы яйцеводов несут слабо выраженные расширения. Позади места соединения семеприемника с влагалищем яйцеводы сливаются в непарную трубку, называемую маткой, которая связывает их с влагалищем. Диаметр яйцеводов у голодающих самок *H. asiaticum* составляет 25—30 мкм, а в расширенных участках — 40—50 мкм. На поперечном разрезе они почти круглые с небольшим центральным просветом. Стенка яйцевода построена из слоя эпителиальных клеток, снаружи окруженных соединительно-

Рис. 1. Ультратонкое строение выводящих путей женской половой системы самки *H. asiaticum*.

А — яйцевод, *Б* — соединительная трубка, *В* — цервикальный отдел влагалища, *Г* — семеприемник, *Д* придаточная железа, *Е* — вестибулярный отдел влагалища. *бл* — базальный лабиринт, *бм* — базальная мембрана, *гэр* — гранулярный эндоплазматический ретикулум, *дс* — десмосомоподобная структура, *м* — митохондрия, *мв* — микроворсинки, *мт* — микротрубочки, *мш* — мышцы, *н* — нерв, *нк* — недифференцированная клетка, *пк* — прокутикула, *с* — секрет, *ск* — секреторная клетка, *ти* — трубчатая инвагинация, *эк* — эпикутикула, *я* — ядро.

тканной оболочкой. Эпителиальные клетки имеют относительно крупные ядра и бедную органоидами цитоплазму. Апикальная поверхность клеток покрыта микроворсинками, заполняющими узкий просвет яйцевода. Базальная зона клеток граничит с толстой базальной мембраной, снаружи от которой располагается слой плотно прилегающих друг к другу клеток внешнего эпителия. Последние также имеют бедную органоидами цитоплазму, которая в каждой клетке узкой полосой окружает крупное ядро со спирализованным хроматином (рис. 1 А, 2).

Для иксодовых клещей характерно резкое увеличение размеров и изменение структуры яйцеводов при питании. С первых дней кровососания наблюдаются многочисленные деления и увеличение размеров эпителиальных клеток яйцеводов. Они приобретают пирамидальную форму, достигая высоты 70 мкм в дистальных и 50 мкм в проксимальных участках яйцеводов. Апикальные поверхности клеток имеют в это время весьма сложную конфигурацию и покрыты хорошо развитыми микроворсинками. Размер последних увеличивается в два раза, достигая 2.5 мкм. Особенно сложна поверхность клеток дистальных частей яйцевода, апикальные выросты которых заполняют почти весь просвет трубки (рис. 3). В кортикальной зоне цитоплазмы клеток имеются окаймленные пиноцитозные пузырьки, формирующиеся между микроворсинками апикальной поверхности. Окаймленные пузырьки были отмечены и в яйцеводах *D. andersoni* (Brinton et al., 1974), где они, по мнению авторов, осуществляют поглощение жидкости эндосперматофора, подвергающейся затем внутриклеточному расщеплению в лизосомах клеток яйцевода. Развитие цитоплазматических органоидов в клетках яйцеводов в период питания свидетельствует об их высокой синтетической активности. Цитоплазма изобилует цистернами гранулярного эндоплазматического ретикулума. Они имеют узкие удлиненные профили и располагаются продольными рядами. В околоядерных зонах расположены многочисленные комплексы Гольджи, каждый из которых состоит из цистерн с электроннопрозрачным содержимым и плотных пузырьков. Размер наиболее крупных из них достигает 0.4—0.6 мкм.

В апикальных зонах клеток имеются включения с гетерогенным умеренноплотным содержимым, размер которых составляет 0.5—1 мкм. Заметной концентрации эти структуры достигают лишь в клетках дистальных участков яйцеводов (рис. 5), где, по светооптическим данным, осуществляется секреция веществ полисахаридной природы (Chinery, 1965; Балашов, 1967). В апикальных зонах клеток яйцеводов у *D. andersoni* описаны весьма многочисленные плотные тельца, которые, по всей видимости, также имеют секреторную природу (Brinton et al., 1974). Отмеченные на электронномикроскопическом уровне как у *H. asiaticum,* так и у *D. andersoni* структуры, вероятно, представляют собой секреторные гранулы полисахаридной природы. Косвенным доказательством этому, помимо указанных гистохимических данных, является сильное развитие комплексов Гольджи, что, как известно, весьма характерно для секреторных клеток, продуцирующих поли- и мукополисахаридные вещества (Beams, Kessel, 1968).

Кроме этого, в цитоплазме клеток яйцеводов имеются плотные тельца размером до 1 мкм, достигающие наибольшей концентрации в базальных зонах (рис. 4). Подобные структуры описаны и у *D. andersoni,* где они, как и в нашем случае, вероятно, представляют собой лизосомы, о функциональном значении которых говорилось выше.

В период питания и подготовки к яйцекладке в клетках яйцеводов резко возрастает число митохондрий. Эти органоиды имеют вытянутую форму и сосредоточены главным образом в апикальных и базальных зонах клеток. Базальная плазматическая мембрана образует развитую систему складок, в цитоплазматических отсеках между которыми и локализуются митохондрии. Подобная организация поверхностных зон

клеток, в особенности базальных, характерна для интенсивно работающих транспортирующих эпителиев (Berridge, Oschmann, 1969) и свидетельствует о высоком уровне транспорта различных веществ через клетки яйцеводов в период оплодотворения и яйцекладки.

Клетки внешнего эпителия также претерпевают в этот период значительные изменения. Дифференцируясь, они формируют слой мышечных волокон, которые осуществляют перистальтические сокращения яйцеводов (рис. 4). Наряду с мышечными волокнами в цитоплазме описываемых клеток хорошо представлены различные органоиды. Весьма развит гранулярный эндоплазматический ретикулум, расширенные цистерны которого заполнены гомогенным умеренноплотным веществом. Ядро в подобной клетке содержит развитое ядрышко и мелкогранулярный хроматин.

В л а г а л и щ е. Для *H. asiaticum*, как представителя п/сем. Amblyomminae, характерна значительная расчлененность и сложность строения эктодермального влагалища. Непарная матка, представляющая собой результат слияния яйцеводов, открывается в так называемую соединительную трубку, которая является частью цервикального отдела влагалища (рис. 1). Собственно цервикальный отдел влагалища, в который переходит соединительная трубка, у Amblyomminae относительно невелик и иногда называется вентральным клапаном в связи с тем, что здесь соединяются все части половой системы. В заднедорзальную часть цервикального отдела открывается шейка семеприемника, а далее на границе с вестибулярным отделом влагалища лежит пара трубчатых придаточных желез. В месте соединения вестибулярного отдела с цервикальным его вентральная стенка, расширяясь, образует клапан, способный попеременно закрывать вестибулярный отдел или соединительную трубку (рис. 1) (Балашов, 1964, 1967).

С о е д и н и т е л ь н а я т р у б к а снаружи окружена слоем мощно развитой кольцевой мускулатуры. Среди мышц проходят соединительнотканные оболочки, веточки трахеол и нервные окончания, в которых заметны нейросекреторные элементы (рис. 1 Б, 6). Гиподермальные клетки, составляющие стенку соединительной трубки, отграничены от мышц толстой базальной мембраной. Граничащие с ней основания клеток имеют извилистые очертания, а базальная плазматическая мембрана образует слабо выраженный лабиринт. Характерной особенностью соединительной трубки является образование чрезвычайно глубоких складок. В результате гиподермальные клетки обладают весьма сложной конфигурацией, а покрывающая их апикальные поверхности кутикулярная выстилка, тесно соприкасаясь, придает просвету трубки вид извитого лабиринта. При яйцекладке стенки трубки сильно растягиваются проходящими яйцами и складки расправляются. Кутикулярная выстилка гиподермальных клеток соединительной трубки тонкая и состоит из наружного слоя — эпикутикулы, под которым располагается внутренний — прокутикула. Эпикутикула в свою очередь включает граничащий с просветом трубки тонкий (25 нм) гомогенный восковой слой и более плотный кутикулиновый слой толщиной около 10—15 нм. Прокутикула имеет фибриллярное строение, ее толщина составляет 2—3 мкм. Прилегающие к гиподерме слои прокутикулы имеют более высокую плотность (рис. 7). От поверхности вглубь кортикального слоя цитоплазмы отходят узкие трубчатые инвагинации, обладающие сходной с нижними слоями прокутикулы плотностью. Их длина составляет 1—2 мкм, а ширина 0.05—0.08 мкм. К плазматической мембране, ограничивающей данные структуры, со стороны цитоплазмы присоединяются пучки микротрубочек, толщина каждой из которых составляет 20—25 нм (рис. 8). Они пронизывают всю цитоплазму и заканчиваются в непосредственной близости от базальной мембраны уплотнениями, подобными десмосомам (рис. 9). Описанное своеобразие в характере кон-

такта кутикулярной выстилки с гиподермальными клетками, наличие микротрубочек, связанных с десмосомоподобными структурами, обеспечивает высокую механическую прочность стенки соединительной трубки, испытывающей значительные нагрузки при прохождении яиц.

Цервикальный отдел влагалища *H. asiaticum* выстлан сравнительно толстой кутикулой, образующей складки неправильных очертаний (рис. 1 В, 10). Она состоит из наружного слоя — эпикутикулы, и внутреннего — прокутикулы. Первый представлен верхним восковым слоем (20 нм), под которым лежит плотный кутикулиновый слой толщиной около 15—20 нм. Прокутикула имеет фибриллярное строение, причем фибриллы ориентированы параллельно апикальной поверхности гиподермальных клеток, повторяя ее контуры. Прилежащие к апикальной поверхности клеток слои кутикулы также имеют высокую электронную плотность (рис. 10, 11). Толщина прокутикулы составляет 10—15 мкм. Гиподермальные клетки цервикального отдела обладают обычным набором органоидов, однако, по ряду особенностей отличаются от описанных выше клеток соединительной трубки. Так, апикальная поверхность клеток цервикального отдела покрыта хорошо развитыми микроворсинками высотой около 1 мкм. Между микроворсинками имеются углубления, однако не столь значительные, как в соединительной трубке. На плазматической мембране в углублениях заметны уплотнения, к которым присоединяются пучки микротрубочек того же диаметра (рис. 11). Последние пронизывают цитоплазму клеток, заканчиваясь в концах складок на базальной мембране незначительными уплотнениями (рис. 12). Роль микротрубочек в клетках цервикального отдела, вероятно, также сводится к механической, а иной характер их прикрепления связан с меньшими нагрузками, испытываемыми клетками этой части влагалища при яйцекладке.

В клетках данного отдела базальная плазматическая мембрана формирует развитый лабиринт (рис. 12). Узкие складки, образованные плазматической мембраной, располагаются перпендикулярно базальной мембране и глубоко заходят вглубь цитоплазмы клеток. Несмотря на то, что число митохондрий в цитоплазматических отсеках лабиринта невелико, наличие подобного образования в столь развитой форме, типичной для клеток транспортирующих эпителиев, свидетельствует, что в цервикальном отделе влагалища, подобно яйцеводам, имеет место интенсивный транспорт определенных веществ и воды.

Семеприемник представляет собой тонкостенный мешок, отходящий от цервикального отдела влагалища (рис. 1 Г). Его стенки собраны в глубокие складки. Клетки стенки семеприемника очень узкие, ширина их составляет 5—7 мкм. В цитоплазме имеются свободные рибосомы, митохондрии, электроннопрозрачные вакуоли (рис. 13). Кутикулярная выстилка, покрывающая клетки, также очень тонкая (около 2.5 мкм). Она состоит ия эпикутикулы, представленной здесь лишь кутикулиновым слоем и прокутикулой фибриллярной структуры.

После поступления в семеприемник эндосперматофора его стенки растягиваются и складки расправляются. Размер клеток стенки резко увеличивается, их высота достигает 20—35 мкм. В ультраструктуре клеток семеприемника происходят в это время существенные изменения. Ядра клеток приобретают крупные размеры и ряд черт, указывающих на активное состояние, — крупное ядрышко со значительным гранулярным компонентом, мелкозернистый хроматин. В цитоплазме описываемых клеток появляется большое число органоидов, в особенности цистерн гранулярного ретикулума. В апикальных зонах этих клеток многочисленны округлые включения с плотным содержимым, которые, по всей видимости, соответствуют описанным на светооптическом уровне эозинофильным секреторным вакуолям (Балашов, 1967). Таким образом, клетки стенки семеприемника в период оплодотворения приобре-

тают железистый характер (рис. 14). Значение выделяемых секреторных продуктов до конца не ясно. Вероятно, в результате интенсивной секреции этих веществ происходит отмеченное как при светооптическом, так и электронномикроскопическом исследовании отслоение кутикулярной выстилки от гиподермы в период выхода спермиев из сперматофора и последующее выведение этих веществ в полость семеприемника, в котором также отмечалась сходная реакция.

На апикальной поверхности клеток в это время формируется большое число развитых микроворсинок, в кортикальной зоне цитоплазмы под ними наблюдается значительная концентрация митохондрий. Характерной особенностью клеток семеприемника является образование чрезвычайно развитого базального лабиринта (рис. 15).

Плазматическая мембрана формирует систему очень глубоких узких складок, в цитоплазматических отсеках между которыми располагается большое число удлиненных митохондрий. По степени развития базальный лабиринт клеток семеприемника превосходит сходные образования в клетках других отделов выводящих протоков женской половой системы *H. asiaticum.*

Эндосперматофор, в котором в семеприемник поступают проспермии и претерпевают здесь окончательную фазу спермиогенеза (Brinton et al., 1974), имеет тонкую стенку, построенную, по светооптическим данным, из мукопротеинов (Tatchell, 1962). Электронномикроскопические исследования показали, что его стенка состоит из нескольких слоев. Собственно стенка включает два гомогенных слоя умеренной электронной плотности (рис. 16), причем внутренний, граничащий с содержимым эндосперматофора, менее плотный. Снаружи от стенки располагаются несколько слоев мелкозернистого вещества, вероятно, представляющего собой слизистые мукоидные вещества. Спермии в эндосперматофоре лежат в мелкозернистом матриксе, который по светооптическим данным имеет мукополисахаридную природу. В матриксе между спермиями располагаются вакуоли с гликогеном и мембранными структурами, содержащими, вероятно, белковые вещества, отмеченные при светооптическом исследовании (Tatchell, 1962).

Придаточные железы впадают во влагалище на границе цервикального и вестибулярного отделов. Они представляют собой парные трубчатые образования, диаметр которых у голодных самок равен 30—40 мкм. Стенка железы построена из нескольких рядов плотно прилегающих друг к другу клеток, обладающих округлыми или овальными ядрами. Снаружи железы окружены мускульными и соединительнотканными клетками, от которых собственно клетки железы отграничены базальной мембраной. Клетки придаточных желез у голодающих самок обладают чертами, характерными для недифференцированных клеток: их плотная цитоплазма бедна органоидами и содержит лишь свободные рибосомы. Хроматин в ядрах этих клеток представлен главным образом плотными глыбками, а ядрышко имеет значительную фибриллярную часть. Слабо выраженный просвет железы заполнен микроворсинками верхних слоев клеток (рис. 1 Д).

С началом питания размеры желез резко возрастают, их диаметр к концу кровососания достигает 200 мкм. Клетки в первую очередь верхнего слоя, ограничивающие просвет железы, приобретают пирамидальную форму и целый ряд черт, свидетельствующих об их возросшей активности. Ядра этих клеток увеличиваются в размерах, хроматин приобретает более рыхлую консистенцию, число плотных глыбок резко снижается, а в ядрышке возрастает гранулярный компонент. Цитоплазма становится светлой, в ней заметно увеличивается число органоидов. Появляются крупные удлиненные митохондрии, локализующиеся главным образом в апикальных частях клеток. Цистерны грану-

лярного эндоплазматического ретикулума разбросаны в цитоплазме без определенной ориентации. В ряде клеток отмечается скопление электронноплотных гранул. Апикальные поверхности клеток, ограничивающих просвет железы, покрыты невысокими плотно прилегающими друг к другу микроворсинками. Их верхние части, обращенные в просвет, покрыты узкими палочковидными фрагментами плотного гомогенного вещества. Такую же консистенцию имеют округлые образования, свободно лежащие в просвете железы. Размер последнего в период питания резко увеличивается, и он заполнен веществом мелкозернистой консистенции умеренной электронной плотности (рис. 17, 18). Описанные структуры на микроворсинках и в просвете железы, по всей видимости, представляют собой продукт секреторной деятельности железистых клеток, который по светооптическим данным имеет белковую природу (Балашов, 1967). Нижние слои клеток, прилегающие к базальной мембране, длительное время сохраняют черты недифференцированных клеток, описанные для голодных самок (рис. 18). Между клетками железы располагается большое число нервных окончаний с нейросекреторными элементами, что указывает на имеющуюся нейросекреторную регуляцию работы придаточных желез женской половой системы иксодид.

В е с т и б у л я р н ы й о т д е л в л а г а л и щ а, соединяющий цервикальный отдел с наружным половым отверстием, представляет собой трубку со щелевидным просветом. Последний ограничен толстой кутикулой, которая наиболее сходна с наружной кутикулой вентральной поверхности тела (Балашов, 1967). В просвет влагалища обращены высокие кутикулярные складки, снаружи покрытые эпикутикулой, которая как и в цервикальном отделе состоит из воскового и кутикулинового слоев (рис. 19). Прокутикула, толщина которой здесь достигает 25—30 мкм, построена из хорошо выраженных ламелл. Последние состоят из фибрилл, образующих сложный рисунок. В прилегающих к поверхности гиподермальных клеток слоях фибриллы ориентированы параллельно ей. В верхних же слоях они повторяют контуры кутикулярных складок. В толще прокутикулы проходят поровые каналы, диаметр которых равен 0.15—0.25 мкм, а в некоторых местах достигает 0.4—0.5 мкм. Они имеют весьма извилистые контуры и слепо заканчиваются на вершинах кутикулярных складок. В их полости заметны расположенные беспорядочно филаменты. Таким образом, ультраструктурные особенности прокутикулы вестибулярного отдела влагалища подобны таковым растяжимой наружной кутикулы в период питания (Амосова, 1975). Сложная ламеллярная структура последней обеспечивает, по-видимому, легкость растяжения за счет пространственной переориентации фибрилл (Locke, 1964). В случае вестибулярного отдела влагалища это необходимо при его выворачивании в процессе яйцекладки.

Контактирующие с поверхностью клеток слои прокутикулы, так же как в других отделах влагалища, имеют высокую плотность. На поверхности гиподермальных клеток имеются микроворсинки, степень развития которых меньше, чем в клетках цервикального отдела. Между микроворсинками располагаются впячивания наружной мембраны, обладающие трубчатой формой и плотным содержимым. От них вглубь цитоплазмы отходят пучки микротрубочек, пронизывающих цитоплазму клеток и крепящихся к базальной плазматической мембране, подобно описанному выше для цервикального отдела. Цитоплазма гиподермальных клеток содержит обычный набор органоидов. Базальная плазматическая мембрана формирует лабиринт, развитый, однако, здесь значительно слабее, чем в цервикальном отделе. Снаружи стенка вестибулярного отдела окружена мощным слоем мускулатуры, отграниченным от его клеток базальной мембраной (рис. 1 Е, 20).

ЛИТЕРАТУРА

Амосова Л. И. Ультратонкое строение покровов клеща *Hyalomma asiaticum* P. Sch. et E. Schl. при голодании и питании. — Паразитолог., 1975, т. 9, вып. 5, с. 412—418.

Балашов Ю. С. Строение и развитие половой системы клещей надсем. Ixodoidea. — В кн.: Паразитологический сборник. Л., «Наука», 1964, т. 22, с. 28—60.

Балашов Ю. С. Кровососущие клещи (Ixodoidea) — переносчики болезней человека и животных. Л., «Наука», 1967, 320 с.

Балашов Ю. С., А. С. Райхель. Ультратонкое строение среднего отдела кишечника голодных нимф *Hyalomma asiaticum* (Acarina, Ixodidae). — Зоол. журн., 1974, т. 53, вып. 8, с. 1161—1168.

Beams H. W., R. G. Kessel. The Golgi apparatus: structure and function. — Int. Rev. Cytol., 1968, vol. 28, p. 203—276.

Berridge M. J., J. L. Oschmann. A structural basis for fluid secretion by malpighian tubules. — Tissue and Cell, 1969, vol. 1, N 2, p. 247—272.

Brinton L. P., W. Burgdorfer, J. H. Oliver. Histology and fine structure of spermatozoa and egg passage in the female tract of *Dermacentor andersoni* Stiles (Acari-Ixodidae). — Tissue and Cell, 1974, vol. 6, N 1, p. 109—125.

Chinery W. A. Studies on the various glands of the tick *Haemaphysalis spinigera* Neumann 1897. — Acta trop., 1965, vol. 22, N 3, p. 235—266.

Locke M. The structure and formation of the integument in insect. — In: Physiology of Insects. Academic Press, New York a. London, 1964, vol. 3, p. 379—470.

Tatchell R. J. Studies on the male accessory reproductive glands and the spermatophore of the tick, *Argas persicus* Oken. — Parasitology, 1962, vol. 52, N 1—2, p. 133—142.

СРАВНИТЕЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ УЛЬТРАСТРУКТУРНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ СРЕДНЕЙ КИШКИ БЛОХ (SIPHONAPTERA)

С. Ю. Чайка

Насекомым свойственно большое разнообразие пищевых режимов, что отражается в неодинаковом строении их пищеварительной системы. Имеется значительное число работ, посвященных изучению пищеварительной системы кровососущих насекомых, в том числе и блох. У последних интенсивно исследовалось строение переднего отдела кишечника, или преджелудка (Deoras, Joshee, 1959; Munshi, 1960; Балашов и др., 1965; Коннов и др., 1974). Однако средняя кишка, — функционально и морфологически наиболее лабильный отдел кишечника, — исследована недостаточно полно. Большинство гистологических работ выполнено на уровне световой микроскопии (Faash, 1935; Wasserburger, 1961; Ващенок, 1966; Ващенок, Солина, 1969) и лишь немногие — с использованием электронной микроскопии (Richards, Richards, 1968; Reinhardt, 1976).

К настоящему времени установлено, что морфологические изменения, возникающие в кишечнике блох при пищеварении, существенно различаются у видов с разным типом паразитизма. У временных эктопаразитов изменения в средней кишке, связанные с пищеварением, носят циклический характер и повторяются при каждом кровососании. У стационарных и полустационарных эктопаразитов изменение морфологии кишечника более глубокое и характеризуется прежде всего его гипертрофическим развитием (Ващенок, 1966, 1972; Зацаринина, 1972; Reinhardt, 1976). Соответственно этому значительно различается и цитология эпителиальных клеток средней кишки у этих блох (Reinhardt, 1976). Однако большинство работ выполнено на представителях сем. Pulicidae, что затрудняет характеристику морфологии пищеварительной системы у блох в целом.

Нами предпринято сравнительное электронномикроскопическое изучение средней кишки у представителей трех семейств блох.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для исследований служили блохи *Xenopsylla conformis* Wagner (Pulicidae), *Ceratophyllus consimilis* Wagner и *Leptopsylla segnis* Schönherr (Ceratophyllidae), *Ctenophthalmus orientalis* Wagner (Ctenophthalmidae). В работе использовались напитавшиеся и голодные блохи. В дальнейшем термином «напитавшиеся» мы обозначаем блох, в кишечнике которых имеется непереваренная кровь, а термином «голодные» — блох, голодавших 2—3 суток и в кишечнике которых нет каких-либо остатков пищи.

Части средней кишки фиксировали в 2.5% растворе глутарового альдегида на фосфатном буфере в течение 2 часов при 4° С, а затем —

в 2% растворе четырехокиси осмия на том же буфере. При обезвоживании в серии спиртов материал контрастировали раствором уранилацетата в 70° спирте. Материал заливали в смесь смол эпон. Ультратонкие срезы окрашивали цитратом свинца и изучали в электронном микроскопе JEM-100B.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Средняя кишка имаго всех изученных видов имеет трубчатую форму, а при наличии в ней крови — мешкообразную. Эпителиальные клетки средней кишки одноядерные. Гистологическим исследованием выявлена сравнительная однородность их состава; клетки, кроме регенеративных, имеют преимущественно цилиндрическую или булавовидную форму. Величина клеток, их форма, электронная плотность, насыщенность цитоплазматическими органеллами зависят от физиологического состояния кишечника.

Регенерационные клетки имеют цитоплазму повышенной электронной плотности. Они группами располагаются в регенерационных гнездах и не имеют контакта с полостью средней кишки.

1. Сем. Pulicidae (Xenopsylla conformis).

Высота клеток эпителия средней кишки голодных блок равна 10—35 мкм. Электронная плотность клеток широко варьирует. У блох, голодавших 2 суток, эпителий включает как светлые, так и темные клетки. Однако большинство клеток имеет цитоплазму средней электронной плотности. Характерными органеллами цитоплазмы являются довольно длинные извитые цистерны эндоплазматического ретикулума, свободные рибосомы, митохондрии (длиной до 1 мкм), лизосомы, микротрубочки и сферические тела. В некоторых клетках встречаются округлые образования диаметром 0,3 мкм, которые напоминают скопления ферритина.

Остановимся на рассмотрении общих черт строения клеток средней кишки. Поверхность клеток, выходящая в полость средней кишки, преобразована в микроворсинки (рис. 1, 2). Длина микроворсинок равна 0.8—1.0 мкм, диаметр — 0.12 мкм. Микроворсинки, как правило, представляют собой пальцеобразные выросты цитоплазмы клеток, но иногда у основания они могут раздваиваться. У *X. conformis* на площади 1 мкм^2 размещается от 60 до 75 микроворсинок. Гликокаликс наружного слоя мембраны микроворсинок представлен гранулами, длина которых составляет 20—25 нм. В плоскости отдельного поперечного среза наблюдается 16—20 гранул. Гранулы гликокаликса микроворсинок состоят из нескольких субъединиц, которые представлены тонкими нитями. Последние легко отрываются от мембраны микроворсинок и значительное их число можно видеть в промежутках между микроворсинками и над ними в полости кишки. У *X. conformis* ширина зоны, образованной оторвавшимися нитями гликокаликса, равна около 1 мкм. Какого-либо уплотнения секреторного материала, которое напоминало бы собой перитрофическую оболочку, ни у голодных, ни у напитавшихся блох нами не наблюдалось.

Основание эпителиальных клеток занимает базальный лабиринт — система цитоплазматических выростов клетки, в которых содержатся главным образом митохондрии, рибосомы и пузырьки (рис. 5). Базальный лабиринт подостлан базальной пластинкой, или мембраной, которая у блох имеет своеобразное строение (рис. 5). Базальная пластинка представляет собой слой чередующихся толстых (диаметр 80 нм) и тонких (диаметр 20 нм) фибрилл. Обычно толстые фибриллы, окруженные тонкими, располагаются в один слой, однако в местах впячиваний

стенки средней кишки фибриллы расположены компактно и гексагонально. От фибрилл базальной пластинки отходят многочисленные коллагеновые волокна диаметром 15 нм.

Под коллагеновыми волокнами располагаются пучки мышц. Последние окружены тонким мелкогранулированным слоем толщиной 50 нм, ультраструктура которого напоминает структуру базальной мембраны других насекомых. В тех местах, где отсутствуют мышечные тяжи, эта наружная мембрана соприкасается с базальной пластинкой.

У напитавшихся блох большинство клеток средней кишки имеет цитоплазму повышенной электронной плотности (рис. 1—4). Она заполнена рибосомами, мембранами эндоплазматического ретикулума, гранулами липидов, сферическими телами (рис. 2—4). Сфериты образуются в цистернах ретикулума и представляют собой, по-видимому, скопления неорганических соединений. Хорошо развит базальный лабиринт клеток, который занимает почти половину клетки.

Спустя 2—2,5 суток после кровососания бо́льшая часть клеток имеет вытянутую булавовидную форму. Цитоплазма клеток имеет слабую электронную плотность и в ней наблюдается большое число микротрубочек. Хорошо развит шероховатый эндоплазматический ретикулум, однако его пузырьки, как правило, не содержат каких-либо плотных включений. Митохондрии расположены преимущественно в апикальной области. Здесь же значительный объем клеток занимают лизосомы с гетерогенными включениями и пустые пузырьки.

Следует обратить внимание на редко встречающиеся светлые клетки, апикальная поверхность которых либо вовсе лишена микроворсинок, либо они развиты очень слабо (рис. 6). Цитоплазма этих клеток содержит отдельные митохондрии, мембранные структуры неизвестного происхождения, мембраны эндоплазматической сети. Базальный лабиринт у этих клеток почти не развит. Ранее (Reinhardt, 1976) клетки с такими признаками были описаны у блохи *X. cheopis* как секреторные, однако мы не наблюдали каких-либо структур, которые напоминали бы собой продукты секреции.

2. Сем. Ceratophyllidae (Ceratophyllus consimilis, Leptopsylla segnis).

Эпителий средней кишки голодных блох (*C. consimilis*) характеризуется разнообразием формы и ультраструктурной организации составляющих его клеток. Форма эпителиальных клеток варьирует от плоских (высотой 3—4 мкм) до цилиндрических или булавовидных (высотой до 30—45 мкм), (рис. 7—10). Цилиндрические клетки располагаются между участками плоских клеток либо группами, либо поодиночке.

Микроворсинки клеток имеют длину 0,8—1 мкм, диаметр — 0,12 мкм. На площади в 1 мкм^2 размещается от 55 до 90 микроворсинок. С наружным слоем мембраны микроворсинок связано гликокаликсное покрытие микроворсинок, которое также представлено гранулами. Число гранул на одном поперечном срезе через микроворсинку равно 16—25 (рис. 12). В микроворсинках отчетливо видны фибриллы толщиной 3 нм и микротрубочки.

Цитоплазма клеток характеризуется богатством ультраструктур. Во многих местах встречаются цистерны аппарата Гольджи, митохондрии, свободные рибосомы, сфериты, лизосомоподобные образования (рис. 9—11). Однако наиболее многочисленны мембраны шероховатого эндоплазматического ретикулума (рис. 9, 10). Именно его мощное развитие и богатство свободных рибосом придает клеткам высокую электронную плотность. В некоторых клетках встречаются большие гранулы липидов, имеющих диаметр до 2,5 мкм.

В цитоплазме светлых клеток отчетливо наблюдаются микротрубочки, идущие в самых разных направлениях (рис. 9). Во многих местах, преимущественно в апикальной и срединной частях, находится гетерогенное скопление лизосомоподобных тел. По внешнему виду это вторичные лизосомы; они имеют электронноплотное содержимое, разделяющееся прослойками мембран.

Базальный лабиринт хорошо развит (рис. 7). В некоторых клетках он занимает бо́льшую их часть. Многочисленные цитоплазматические выросты придают этому отделу клетки характерный ячеистый вид. Форма и величина ячеек широко варьируют. В цитоплазме клеток расположены рибосомы, отдельные митохондрии. Как и у предыдущего вида, базальная пластинка состоит из отдельных толстых и тонких фибрилл, зачастую располагающихся гексагонально (рис. 13).

Ультраструктурная организация эпителиальных клеток средней кишки другого представителя семейства, — *Leptopsylla segnis*, сходна с вышеописанной. По сравнению с *C. consimilis* у *L. segnis* более отчетливо выражены гранулы гликокаликса микроворсинок. У напитавшихся блох цитоплазма клеток характеризуется высокой электронной плотностью. Митохондрии находятся главным образом в апикальной части клеток, а под ними расположены мембраны шероховатой эндоплазматической сети.

3. Сем. Ctenophthalmidae (Ctenophthalmus orientalis).

Эпителиальные клетки голодных блох также имеют цилиндрическую форму; высота их достигает 40 мкм. Длина микроворсинок равна 1,4 мкм. Их расположение очень плотное: на площади в 1 мкм^2 — до 100. Цитоплазма клеток голодных блох имеет среднюю электронную плотность, с довольно равномерным распределением клеточных органелл (рис. 14, 15). Базальная пластинка, как и у видов, описанных выше, состоит из отдельных стержневидных фибрилл (рис. 19).

У напитавшихся блох эпителиальные клетки принимают уплощенную форму; их высота равна 8—15 мкм. В цитоплазме клеток имеется много рибосом, мембраны эндоплазматического ретикулума, лизосомы, мультивезикулярные тела, вакуоли (рис. 18). Обращает на себя внимание хорошо развитый аппарат Гольджи, мембраны которого обнаруживаются во многих местах. В цитоплазме встречаются и гранулы липидов. Базальный лабиринт большинства клеток хорошо развит и занимает половину клеток.

Вблизи апикальной поверхности имеются округлые электронноплотные гранулы диаметром до 0,3 мкм (рис. 16). Гранулы окружены мембранами, что может свидетельствовать о принадлежности их к секреторным продуктам. При просмотре препаратов нам не удалось наблюдать отрыва с гранулами секрета части цитоплазмы. Однако некоторые гранулы наблюдаются вблизи клеточной мембраны, где, по-видимому, и осуществляется выделение секрета по мерокриновому типу.

Часть клеток средней кишки напитавшихся блох имеет слабую электронную плотность цитоплазмы, однако все основные органеллы имеются (рис. 17). В цитоплазме таких клеток наблюдается значительное число сферитов, концентрические слои которых имеют разную электронную плотность. В светлых клетках обнаруживаются многочисленные цитоплазматические микротрубочки.

ОБСУЖДЕНИЕ

Электронномикроскопическое исследование выявило много общих черт в ультраструктурной организации кишечника у представителей трех семейств блох. Все клетки эпителия имеют цилиндрическую или

булавовидную форму, а модификации, которые иногда наблюдаются в величине клеток, их электронной плотности, насыщенности цитоплазматическими органеллами, связаны с физиологическим состоянием клеток в момент фиксации.

Судя по морфологии клеток, все эпителиальные клетки выполняют две функции — синтеза пищеварительных ферментов и всасывания продуктов пищеварения. Апикальная поверхность клеток представлена микроворсинками, мембрана которых покрыта гликокаликсом. Членистоногим свойственен значительный полиморфизм гликокаликса (Чайка, 1977). Гранулярный тип гликокаликса, описанный у блох, довольно редко встречается у насекомых; до сих пор он описан только у трипсов (Kitaijima, 1975). В настоящее время установлено, что процессы пристеночного, или мембранного, пищеварения осуществляются в области гликокаликсного покрытия микроворсинок (Уголев, 1972). Следовательно, обильное развитие гликокаликса микроворсинок дает основание предполагать существование у блох пристеночного пищеварения.

Ультраструктура основного отдела клеток средней кишки свидетельствует об их интенсивной синтезирующей деятельности. Обращает на себя внимание хорошо развитая система шероховатого эндоплазматического ретикулума, который занимает значительный объем клеток. Часто в его цистернах можно видеть секретоподобное содержимое. Предполагается, что шероховатый эндоплазматический ретикулум в клетках средней кишки кровососущих насекомых ответственен за синтез трипсина (Gooding, 1973).

Ультраструктура базальной части клеток отражает их вторую функцию — транспорт продуктов пищеварения в гемолимфу. Базальная часть клетки преобразована в систему цитоплазматических выростов с содержащимися в них митохондриями. Такое строение имеют обычно те отделы клетки, которые ответственны за транспортировку веществ. Ультраструктура базальной пластинки, или мембраны, у блох является довольно своеобразной. У большинства насекомых базальная мембрана представляет собой гомогенный слой аморфного материала. У блох она имеет гексагональное строение и образована отдельными фибриллами. Такое строение базальной мембраны описано у некоторых жуков (Holter, 1970) и клопов (Gouranton, 1970). Функциональное значение такого строения базальной мембраны до сих пор не выяснено, хотя можно предположить, что оно, по крайней мере у блох, связано с большим увеличением объема кишечника при интенсивном кровососании.

В заключение необходимо отметить сходство изменений в средней кишке, которое наблюдается на разных стадиях пищеварения у исследованных нами видов блох[1]. После кровососания клетки средней кишки сильно уплощаются, а по мере переваривания крови происходит увеличение их размеров. Эти данные соответствуют данным, полученным ранее в светооптических исследованиях (Ващенок, Солина, 1969). При питании блох происходит, по-видимому, процесс интенсивного синтеза пищеварительных ферментов, который выражается в увеличении числа мембран эндоплазматического ретикулума, числа рибосом и, наконец, в появлении секреторных включений. В последующем в цитоплазме можно наблюдать большое число липидных гранул. Заметно увеличивается также базальный лабиринт клетки.

Несомненно, что сходство таких циклических изменений в эпителиальных клетках разных видов блох связано со сходным типом их паразитизма. Все исследованные виды являются временными эктопаразитами.

---

[1] Нами не изучалась динамика изменения морфологии и ультраструктуры клеток средней кишки во времени, которая, несомненно, является неодинаковой у разных видов.

В противоположность этому у стационарных и полустационарных эктопаразитов (блохи рода *Tunga, Echidnophaga, Dorcadia*), у которых непрерывная связь с хозяином бывает весьма длительной, процессы пищеварения протекают иначе (Ващенок, 1966, 1972; Зацаринина, 1972; Reinhardt, 1976). Во время питания таких блох наблюдаются более глубокие морфо-физиологические изменения пищеварительной системы. При интенсивном пищеварении наблюдается гипертрофия кишечника, вызванная сильным увеличением объема клеток и ускорением пролиферации регенеративных клеток. При этом клетки средней кишки (которые у некоторых видов многоядерны) сильно вытягиваются в полость кишки, а их вершины могут отрываться вместе с содержащимися в них пищеварительными ферментами (Reinhardt, 1976).

Таким образом, анализ наших и литературных данных приводит к заключению, что в основе сходства строения и ультраструктурной организации клеток средней кишки блох лежит тип паразитизма разных видов, а не их филогенетическая близость.

ЛИТЕРАТУРА

Балашов Ю. С., В. А. Бибикова, К. Мурзахметова, О. А. Полунина. Питание и нарушение клапанной функции преджелудка у блох. — Мед. паразитол., 1965, т. 34, № 4, с. 471—476.

Ващенок В. С. Морфо-физиологические изменения, происходящие в организме блох *Echidnophaga oshanini* Wagn. (Aphaniptera, Pulicidae) в процессе питания и размножения. — Энтомол. обозр., 1966, т. 45, № 4, с. 715—727.

Ващенок В. С. Морфофизиологические особенности блох с разным характером паразитических связей с хозяином. — Тр. 13-го Межд. энтомол. конгр., 2—9 августа 1968 г., Москва, 1972, т. I, с. 454—455.

Ващенок В. С., Л. Т. Солина. О пищеварении у блох *Xenopsylla cheopis* Roths. (Aphaniptera). — Паразитология, 1969, т. 3, № 5, с. 451—460.

Зацаринина Г. В. Саянский алакурт (*Dorcadia dorcadia* Roth., Aphaniptera, Vermipsyllidae) — вредитель пантового оленеводства. Из-во МГУ, 1972, с. 1—106.

Коннов Н. П., П. И. Анисимов, К. И. Кондрашкина, А. А. Синичкина, А. Д. Лукьянова, Т. А. Демченко. Электронно-микроскопическое исследование преджелудка блохи (*Xenopsylla cheopis*), блокированного возбудителем чумы. — В кн.: Проблемы особо опасных инфекций. Саратов, 1974, № 4/8, с. 41—48.

Уголев А. М. Мембранное пищеварение. Полисубстратные процессы, организация и регуляция. Л., «Наука», 1972.

Чайка С. Ю. Ультраструктура гликокаликса микроворсинок кишечника кровососущих членистоногих. — Цитология, 1977, т. 19, № 11, с. 1221—1224.

Deoras P. J., A. K. Josee. Proventricular teeth in some rat fleas. — Ind. J. med. Res., 1959, vol. 47, N 3, p. 261—265.

Faasch W. J. Darmkanal und Blutverdauung bei Aphanipteren. — Z. Morphol. u. Ökol. Tiere, 1935, Bd 29, H. 4, S. 559—584.

Gooding R. H. Digestive processes of haematophagous insects. IV. Secretion of trypsin by *Aedes aegypti*. — Can. Entomol., 1973, vol. 105, p. 599—603.

Gouranton J. Étude d'une lame basale presentant une structure d'un type mouveau. — J. Microsc. (France), 1970, vol. 9, N 8, p. 1029—1040.

Holter P. Regular grid-like substructures in the midgut ephithelial basement membrane of some Coleoptera. — Z. Zellforsch., 1970, Bd. 110, H. 3, 373—385.

Kitaijima E. W. A peculiar type of glycocalyx on the microvilli of the midgut epithelial cells of the thrips *Frankliniella* sp. (Thysanoptera, Thripidae). — Cytobiologie, 1975, Bd. 11, H. 2, S. 299—303.

Munshi D. M. Micro-anatomy of the proventriculus of the common rat flea *Xenopsylla cheopis* (Rotschild). — J. Parasitol., 1960, vol. 46, N 3, p. 362—372.

Reinhardt Ch. A. Ultrastructural comparison of the midgut epithelia of fleas with different feeding behavior patterns (*Xenopsylla cheopis, Echidnophaga gallinaceae, Tunga penetrans,* Siphonaptera, Pulicidae). — Acta trop., 1976, vol. 33, N 2, p. 105—132.

Richards A. G., P. A. Richards. Fleas *Ctenophthalmus:* heterogeneous hexagonally organized layer in the midgut. — Science, 1968, vol. 160, N 3836, p. 423—425.

Wasserburger H.-J. Beitrage zur Histologie und mikroskopischer Anatomie von *Xenopsylla cheopis* Rothschild (Aphaniptera). — Deutsche Entomol. Zeitschr., 1961, Bd. 8, H. 5, S. 373—414.

УЛЬТРАТОНКОЕ СТРОЕНИЕ ЖИРОВОГО ТЕЛА ИКСОДОВОГО КЛЕЩА HYALOMMA ASIATICUM

Л. И. Амосова

Гистологические исследования иксодовых клещей, находящихся в различных функциональных состояниях, показали наличие в их гемоцеле системы клеточных тяжей соединительнотканного происхождения, морфологически соответствующих жировому телу насекомых (Цвиленева, 1961, 1963; Балашов, 1967; Obenchain, Oliver, 1971). Они особенно многочисленны вокруг крупных трахейных стволов, так что всю эту область иногда называют «трахейным комплексом». Кроме того, элементы жирового тела могут располагаться под гиподермой и вокруг половой системы. Некоторые авторы (Obenchain, Oliver, 1971) по аналогии с насекомыми выделяют в жировом теле иксодид центральную и периферическую части. К первой относятся его участки, окружающие половую систему, а ко второй — располагающиеся вокруг трахейных стволов и под гиподермой. Гистохимически в клетках жирового тела иксодовых клещей были выявлены нейтральные жиры, неспецифическая экстераза, гликоген, протеины (Цвиленева, 1961; Obenchain, Oliver, 1971), что говорит о его возможном участии в метаболизме липидов, углеводов и белков. В некоторых клетках было отмечено, кроме того, высокое содержание РНК. Большинство авторов указывает также на неоднородность клеточного состава жирового тела иксодид. Обычно в нем выделяют два типа клеток, различающихся по степени базофилии цитоплазмы и ряду других признаков (Цвиленева, 1961, 1963; Obenchain, Oliver, 1971).

Данные об ультратонком строении жирового тела иксодовых клещей в литературе отсутствуют. В связи с этим нами было предпринято электронномикроскопическое исследование жирового тела иксодового клеща *H. asiaticum* в различные периоды физиологической активности. Изучение особенностей ультраструктурной организации жирового тела, возможно, позволит раскрыть его функции у иксодид и сопоставить его ультратонкое строение со строением жирового тела насекомых, строение которого к настоящему времени довольно подробно исследовано с помощью методов электронной микроскопии (Locke, Collins, 1965, 1968; Evans, 1967; Liu, Davis, 1972; Larsen, 1976, и др.). Кроме того, детальное исследование жирового тела, как и других тканей внутренней среды иксодовых клещей, представляет интерес для выяснения взаимоотношений этих членистоногих с патогенными микроорганизмами, переносчиками которых они являются.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для вскрытия были использованы голодные нимфы, а также нимфы в период питания, в период подготовки к линьке и на различных эта-

пах линьки. Вскрытие производилось в растворе Рингера для паукообразных. Обработка материала для электронной микроскопии проводилась по методике, описанной нами ранее (Амосова, 1975). Ультратонкие срезы исследовались в электронном микроскопе Tesla BS-613.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Электронномикроскопические исследования показывают, что жировое тело голодных нимф состоит из мелких клеток, соединенных друг с другом отростками и покрытых базальной мембраной. Вся цитоплазма клеток заполнена липидными гранулами.

В период питания начинается быстрый рост жирового тела, которое в это время представлено клеточными тяжами, состоящими из одного-двух рядов клеток, покрытых базальной мембраной (рис. 1 А, 3, 6). В клетках наблюдается большое количество удлиненных или овальных цистерн гранулярного эндоплазматического ретикулума, как правило, упакованных в стопки (рис. 4). Кроме того, в каждой клетке содержится несколько комплексов Гольджи (рис. 5), которые включают от двух до четырех хорошо развитых цистерн с электронноплотным содержимым и большое количество микропузырьков и электронноплотных гранул. В цитоплазме, свободной от ретикулума, располагаются многочисленные рибосомы и митохондрии округлой или овальной формы. В конце периода питания в некоторых клетках жирового тела встречаются отдельные липидные включения (рис. 6) и небольшое количество гранул гликогена, которые, как правило, не образуют крупных скоплений.

После окончания питания, в период подготовки к линьке, в жировом теле возрастает как количество клеток, содержащих липидные включения, так и количество включений в каждой клетке (рис. 7). В жировом теле клещей, закончивших питание или находящихся на ранних этапах линьки, наблюдаются клетки, вся цитоплазма которых заполнена липидными включениями, и кроме того, сохраняются клетки, содержащие мало включений и имеющие строение, характерное для периода питания (рис. 1 Б). К концу периода линьки все клетки жирового тела заполнены липидными включениями (рис. 1 В, 8). В цитоплазме, которая образует узкие полоски между включениями, изредка встречаются цистерны гранулярного эндоплазматического ретикулума и митохондрии. Ядра часто имеют неправильную форму.

Помимо описанных клеток в состав жирового тела иксодовых клещей входят крупные округлые или овальные клетки, размер которых может достигать 30—40 мкм (рис. 9). Клетка содержит ядро, занимающее обычно центральное положение, и большое количество лежащих вокруг него крупных гранул. Такие клетки могут располагаться на концах тяжей жирового тела или прикрепляться к их боковой поверхности. Довольно часто клетки указанного строения могут лежать в гемолимфе, не соединяясь с жировым телом. Электронномикроскопические исследования показали, что в тех случаях, когда рассматриваемые клетки прикреплены к жировому телу, они покрыты общей с ним базальной мембраной толщиной около 0,05 мкм (рис. 9). Кроме того, между плазматическими мембранами данной клетки и клетки жирового тела отмечено наличие межклеточного контакта типа щелевого соединения. Эти факты позволяют говорить о существовании между клеткой и жировым телом не только чисто пространственной связи.

Как показывают электронномикроскопические исследования, поверхностная мембрана данных клеток образует большое количество инвагинаций диаметром 0,15—0,20 мкм (рис. 10), которые обычно имеют овальную форму, но иногда вдаются в цитоплазму на глубину до 1 мкм. Края инвагинаций у поверхности клеток сближены, так что

расстояние между ними составляет 0,04—0,05 мкм. В этом месте на поверхности мембраны заметны скопления электронноплотного вещества, а в просвете между мембранами содержится материал средней электронной плотности, который часто имеет вид фибрилл, соединяющих мембраны. В периферической цитоплазме имеются также много-

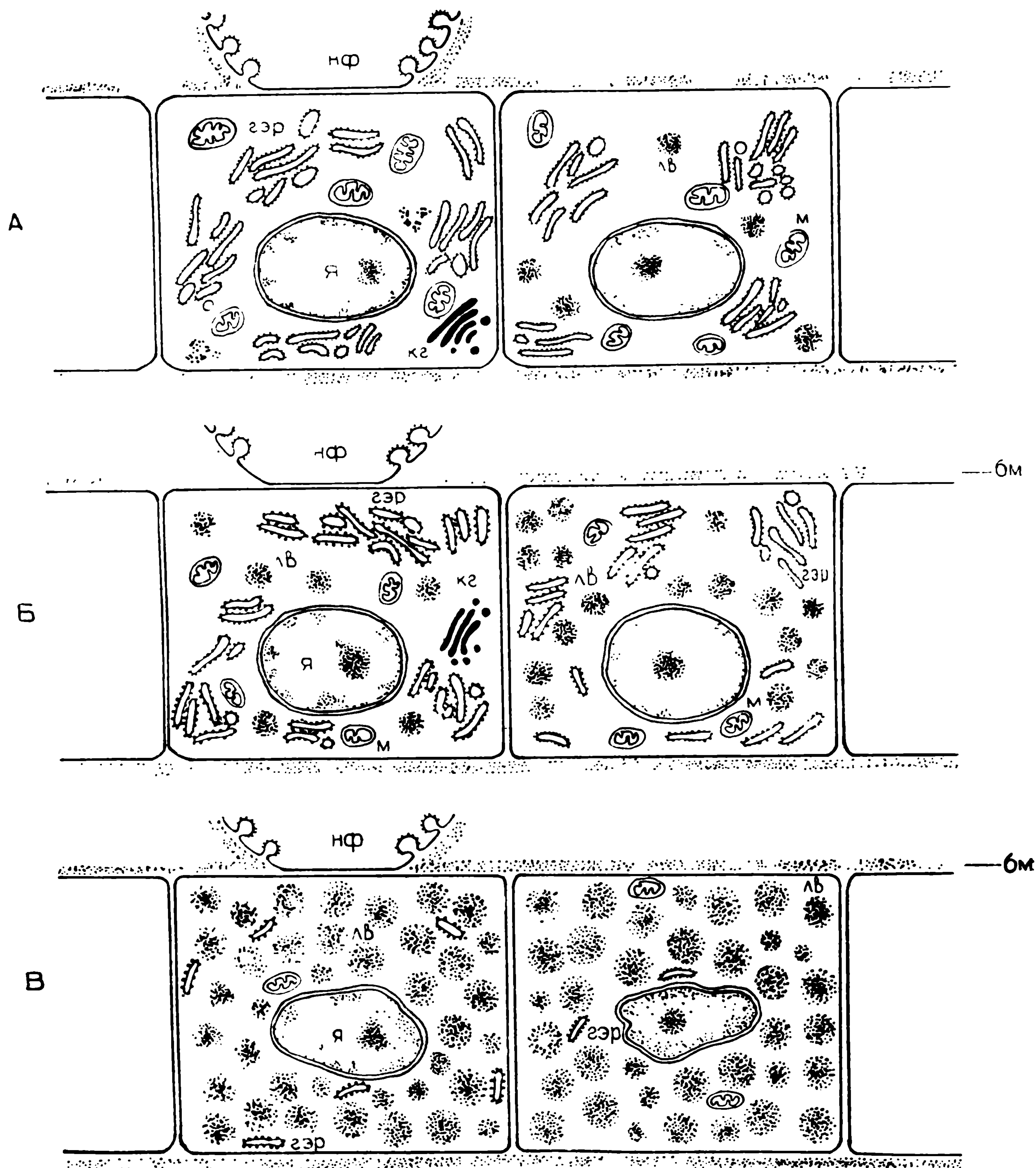


Рис. 1. Схема строения жирового тела (клетки I и II типов) нимфы иксодового клеща в различные периоды физиологической активности.

А — период питания, Б — период подготовки к линьке, В — период линьки. *бм* — базальная мембрана, *гэр* — гранулярный эндоплазматический ретикулум, *кг* — комплекс Гольджи, *лв* — липидные включения, *м* — митохондрия, *нф* — нефроцит, *я* — ядро.

численные окаймленные пузырьки диаметром 0,15—0,20 мкм. Кроме них в этой части клетки содержится большое количество трубчатых структур (трубчатых инвагинаций) диаметром 0,04—0,06 мкм с электроннопрозрачным содержимым (рис. 11, 12). Их мембрана с внутренней стороны покрыта веществом средней электронной плотности. Одним концом трубчатые структуры, по-видимому, могут соединяться с поверхностью клетки (рис. 11), а другим — с крупными вакуолями неправильной формы, лежащими вблизи поверхности клетки (рис. 12). Вакуоли заполнены тонкогранулярным материалом низкой электронной

плотности, который неравномерно распределен в их полости и иногда образует электронноплотные скопления (рис. 12, 13). В клетках имеются также трубки другого типа (рис. 15), содержащие материал очень высокой электронной плотности и имеющие толщину 0,02—0,04 мкм. Форма трубок очень разнообразна. Трубки данного типа могут располагаться в различных частях цитоплазмы. Кроме описанных выше ва-

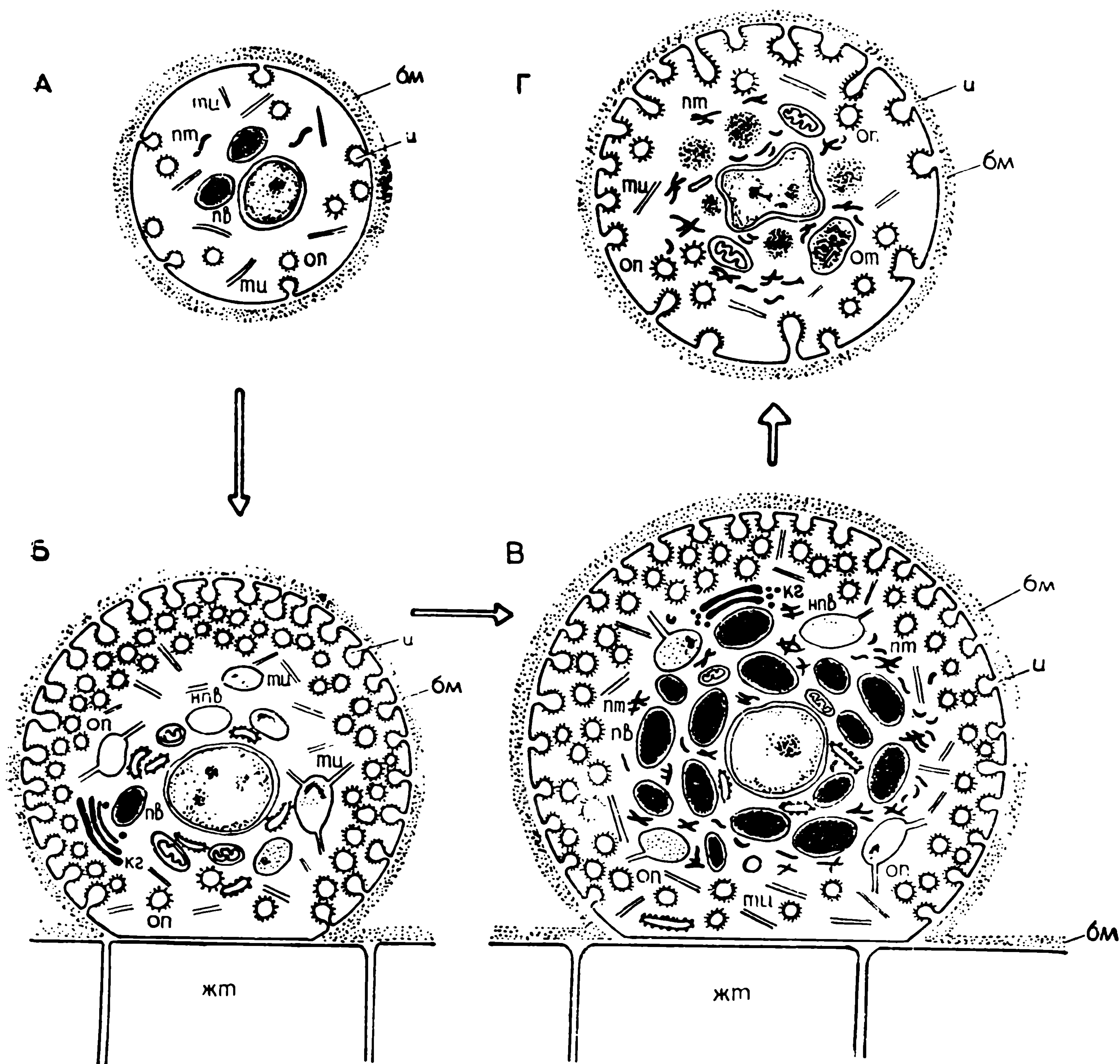


Рис. 2. Схема строения нефроцитов (клеток III типа жирового тела) иксодового клеща в различные периоды физиологической активности.

А — период голодания, Б — период питания, В — период подготовки к линьке и начало периода линьки, Г — конец периода линьки.
бм — базальная мембрана, *жт* — клетки (I и II типов) жирового тела, *и* — инвагинации поверхностной мембраны, *нпв* — вакуоли с содержимым низкой электронной плотности, *оп* — окаймленные пузырьки, *от* — остаточные тела, *пв* — вакуоли с электронноплотным содержимым, *пт* — трубки с электронноплотным содержимым, *ти* — трубчатые структуры (инвагинации).

куолей с содержимым низкой электронной плотности, в цитоплазме клеток наблюдаются круглые или овальные ограниченные мембраной вакуоли, заполненные гомогенным электронноплотным материалом (рис. 9, 13, 14). Их диаметр может достигать 3 мкм. Обычно вакуоли этого типа располагаются в центральной части клетки, но иногда заполняют практически всю цитоплазму, кроме ее самых поверхностных слоев.

В околоядерной зоне клетки содержатся свободные рибосомы, митохондрии и относительно небольшое количество элементов гранулярного эндоплазматического ретикулума в виде отдельных овальных

цистерн. Ближе к периферии встречаются комплексы Гольджи (рис. 14), которые состоят из трех-четырех цистерн, окруженных мелкими пузырьками. Как цистерны, так и пузырьки содержат электронноплотный материал. В отдельных случаях комплексы Гольджи лежат вблизи электронноплотных вакуолей (рис. 14).

В тонком строении рассматриваемых клеток наблюдаются значительные изменения в зависимости от физиологического состояния клеща. Клетки голодных нимф (рис. 2 А) имеют небольшие размеры (диаметр 7—8 мкм). Их цитоплазма отличается довольно высокой электронной плотностью. В ней могут содержаться две-три электронноплотных вакуоли, а в периферической цитоплазме — незначительное количество трубок с электроннопрозрачным содержимым и отдельные окаймленные пузырьки. Поверхностная мембрана несет инвагинации неправильной формы. Для клеток голодных нимф характерно отсутствие вакуолей с содержимым низкой электронной плотности.

С началом питания (рис. 2 Б, 9) размер клеток увеличивается до 15—20 мкм. Вся поверхность клеток покрыта инвагинациями, а в периферической зоне резко увеличивается количество окаймленных пузырьков и трубок с электроннопрозрачным содержимым. Большинство вакуолей заполнено содержимым низкой и средней электронной плотности, хотя встречаются и отдельные электронноплотные вакуоли. К концу питания количество последних увеличивается. Трубки с электронноплотным содержимым в цитоплазме клеток практически отсутствуют.

В период подготовки к линьке и на ранних ее этапах (рис. 2 В, 13) клетки достигают максимальных размеров (30—40 мкм в диаметре). Их поверхность образует многочисленные инвагинации, а в периферической цитоплазме содержится большое количество окаймленных пузырьков и вакуолей с содержимым низкой электронной плотности. Количество трубчатых элементов с электроннопрозрачным содержимым в этот период значительно больше, чем у питающихся нимф. Характерным для этого периода является резкое увеличение количества электронноплотных вакуолей, которые заполняют всю центральную часть клетки, а также появление многочисленных электронноплотных трубок.

На заключительных этапах линьки (рис. 2 Г, 16) размеры клеток резко уменьшаются, а их цитоплазма приобретает повышенную электронную плотность. Поверхностная мембрана образует отдельные инвагинации неправильной формы. Количество трубок обоих типов и окаймленных пузырьков также невелико. Вакуоли с содержимым низкой электронной плотности отсутствуют, а количество электронноплотных вауколей уменьшается. В цитоплазме встречаются крупные ограниченные мембраной тела с гетерогенным содержимым и липидные включения (рис. 16).

ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенные электронномикроскопические исследования жирового тела иксодового клеща *H. asiaticum* подтверждают гистологические данные о его более слабом развитии у иксодовых клещей по сравнению с жировым телом насекомых (Цвиленева, 1961, 1963; Балашов, 1967). Жировое тело иксодид достигает значительного развития только в период повышенной метаболической активности, который охватывает периоды питания, подготовки к линьке и линьки. В эти периоды в состав жирового тела входит три типа клеток, особенно хорошо выраженных у клещей, недавно закончивших питание. Особенности ультраструктурной организации клеток первого типа (рис. 1 А, 3, 4, 5) свидетельствуют о происходящих в них интенсивных процессах белкового синтеза. В цитоплазме этих клеток наблюдается хорошо развитый

гранулярный эндоплазматический ретикулум, комплексы Гольджи и большое количество свободных рибосом. Для клеток второго типа характерно наличие многочисленных липидных включений (рис. 1 В, 7, 8). Компоненты синтетического аппарата в них представлены отдельными цистернами гранулярного эндоплазматического ретикулума, лежащими в свободной от включений цитоплазме. Однако, возможно, что описанные клетки представляют различные функциональные состояния одного типа клеток, поскольку в жировом теле встречаются клетки, обладающие как небольшим количеством липидных включений, так и развитым синтетическим аппаратом. Указанные два типа клеток (клетки с развитым синтетическим аппаратом и клетки с большим количеством липидных включений), по-видимому, можно сопоставить с базофильными и резервными клетками, описанными Цвиленевой (1961) у напитавшихся самок. Интересно, что подобные типы клеток выявлены при электронномикроскопическом исследовании жирового тела палочника (Rutschke, Brozio, 1975).

Анализ тонкого строения жирового тела в различные периоды физиологической активности (рис. 1) показывает, что во время питания в нем происходят интенсивные процессы белкового синтеза, поскольку все его клетки в этот период имеют хорошо развитый синтетический аппарат, а клетки с липидными включениями отсутствуют. Активные синтетические процессы, вероятно, происходят в период питания и в жировом теле кровососущих насекомых, так как усиление синтетической активности в связи с питанием, выражающееся в укрупнении нуклеол и увеличении количества цитоплазматической РНК, было описано у *Rhodnius* (Wigglesworth, 1967). В период подготовки к линьке и во время линьки в жировом теле иксодовых клещей, по-видимому, преобладают процессы накопления резервных жиров. Отдельные липидные включения появляются в клетках жирового тела на последних этапах питания. В период подготовки к линьке клеточный состав жирового тела наиболее гетерогенен: в нем имеются как активно синтезирующие клетки (клетки I типа), так и клетки с многочисленными липидными включениями (клетки II типа). К концу периода линьки в жировом теле содержатся только клетки, нагруженные липидными включениями.

Интересно отметить, что в отличие от насекомых у иксодовых клещей в жировом теле не происходит накопления никаких резервных веществ, кроме липидов. Лишь на стадиях питания и подготовки к линьке наблюдается небольшое количество гранул гликогена, которые, однако, совершенно исчезают к началу линьки. В то же время в жировом теле насекомых описано накопление значительных количеств гликогена (Evans, 1967; Liu, Davis, 1972). Несмотря на имеющийся в период подготовки к линьке и в период питания в клетках первого типа развитый синтетический аппарат и многочисленные комплексы Гольджи, в жировом теле *H. asiaticum* не отмечено накопления продуктов белковой секреции. Возможно, что секретируемые протеины выводятся в гемолимфу, как это происходит в межлиночный период у насекомых (Locke, Collins, 1968).

Клетки третьего типа (рис. 9), входящие в состав жирового тела *H. asiaticum,* по всей вероятности, выполняют функции нефроцитов, так как по своей ультраструктуре они чрезвычайно сходны с перикардиальными клетками и другими нефроцитами насекомых (Kessel, 1962; Bowers, 1964; Aggarwal, King, 1966; Crossley, 1972, и др.). Нефроциты представляют собой экскреторные органы, дополнительные к мальпигиевым сосудам и коксальным железам, и осуществляют поглощение белков и, возможно, некоторых других веществ из гемолимфы (Maddrell, 1971). У насекомых нефроциты сосредоточены в определенных местах (чаще всего вокруг сердца), а у ракообразных и хелицеровых обычно

разбросаны по всей полости тела (Беклемишев, 1964). Согласно последним данным (Crossley, 1972), считается, что одной из функций нефроцитов является регуляция содержания протеинов в гемолимфе, как путем поглощения, так и путем секреции. Клетки третьего типа жирового тела *H. asiaticum,* или нефроциты, по-видимому, соответствуют базофильным клеткам, описанным в жировом теле иксодовых клещей Обенчайном и Оливером (Obenchain, Oliver, 1971). По данным этих авторов, базофильные клетки, так же как и нефроциты насекомых, способны поглощать аммиачный кармин и некоторые другие высокомолекулярные красители, введенные в гемоцель. Клетки третьего типа можно сопоставить также и с крупными, нагруженными включениями клетками, которые были обнаружены в полости тела иксодид и описаны, как эноциты (Цвиленева, 1961).

Особенности ультраструктурной организации нефроцитов *H. asiaticum* свидетельствуют об их высокой эндоцитозной активности. В их периферической цитоплазме наблюдается большое количество окаймленных пузырьков, которые, как известно (Bowers, 1964; Roth, Porter, 1964; Friend, Farquhar, 1967; Райхель, 1974; Неворотин, 1977), являются специализированными структурами, осуществляющими поглощение протеинов из внеклеточного пространства. С поглощением клеткой белков, вероятно, связаны и трубчатые структуры с электроннопрозрачным содержимым. Структуры такого типа описаны в клетках, в которых происходит интенсивный эндоцитоз белков, причем, как и в нашем случае, показана связь трубчатых элементов с вакуолями, в которых происходит накопление поглощенных веществ (Bowers, 1964; Deams et al., 1969; Crossley, 1972; Райхель, 1974). Нефроцитам *H. asiaticum,* вероятно, свойственно избирательное поглощение веществ из гемолимфы, поскольку в них при входе в инвагинации поверхностной мембраны наблюдаются структуры, чрезвычайно сходные с десмосомоподобными структурами, описанными в нефроцитах насекомых (Crossley, 1972). Как показано с помощью экспериментов с использованием электронноплотных меток (Crossley, 1972), последние вместе с базальной мембраной играют важную роль в избирательном поглощении веществ.

Описанные в цитоплазме нефроцитов вакуоли с содержимым низкой электронной плотности, вакуоли с гетерогенным содержимым и электронноплотные вакуоли, вероятно, представляют последовательные стадии накопления протеинов. Косвенно это подтверждается тем, что в начале кровососания в клетках содержатся преимущественно вакуоли первых двух типов, тогда как у клещей, закончивших питание, преобладают вакуоли с электронноплотным содержимым. Поступление протеолитических ферментов в вакуоли, по всей вероятности, осуществляется с помощью мелких электронноплотных пузырьков, которые образуются в комплексах Гольджи.

Кроме того, в цитоплазме нефроцитов наблюдаются структуры, по-видимому, представляющие остаточные тела, образовавшиеся в результате внутриклеточного переваривания протеинов: электронноплотные тела с гетерогенным содержимым и тонкие электронноплотные трубки. Остаточные тела последнего типа описаны в кишечных клетках иксодовых клещей (Райхель, 1978) и, как полагают, возникают в результате фрагментации лизосом.

Нефроциты *H. asiaticum,* по-видимому, характеризуются более низким уровнем секреторной активности по сравнению с нефроцитами насекомых. Об этом свидетельствует более слабое развитие гранулярного эндоплазматического ретикулума и отсутствие вакуолей, морфологически сходных с секреторными гранулами в перикардиальных клетках насекомых (Crossley, 1972).

Интенсивность происходящих в нефроцитах процессов изменяется в зависимости от физиологической активности животного (рис. 2).

В нефроцитах голодных клещей эти процессы, по-видимому, малоинтенсивны. С началом питания происходит активизация поглощения веществ из гемолимфы, о чем говорит увеличение количества окаймленных пузырьков, трубчатых инвагинаций и вакуолей с электроннопрозрачным содержимым. Наибольшей интенсивности процессы поглощения и утилизации веществ нефроцитами, по-видимому, достигают в период подготовки к линьке и на ранних этапах линьки. В это время клетки достигают максимальных размеров, а в их цитоплазме, кроме структур, связанных с поглощением веществ, появляются структуры, принимающие участие во внутриклеточном пищеварении. Ультраструктура нефроцитов клещей, закончивших линьку, свидетельствует о снижении функциональной активности этих клеток.

Таким образом, электронномикроскопическое исследование жирового тела иксодового клеща *H. asiaticum* показало, что в его состав входит три типа клеток, из которых первые два соответствуют базофильным и резервным клеткам, описанным в светооптических исследованиях (Цвиленева, 1961, 1963). Особенностью организации жирового тела иксодовых клещей является морфологическая и функциональная связь с ним нефроцитов, представляющих клетки третьего типа. В период нимфальной фазы деятельность клеток первого и второго типов направлена на накопление резервных жиров. Отложение каких-либо других веществ в жировом теле иксодид не отмечено. Это позволяет говорить о том, что у них жировое тело играет гораздо меньшую роль в метаболизме углеводов и белков, чем у насекомых, у которых оно является функциональным аналогом печени позвоночных (Kilby, 1963). Последнее, по всей вероятности, объясняется тем, что основные функции жирового тела у иксодид принимают на себя клетки средней кишки, которые не только являются местом отложения жиров, белков и углеводов, но и осуществляют сложную цепь их метаболических превращений (Балашов, 1961). Изменения, происходящие в клетках жирового тела иксодовых клещей в период линьки, менее значительны, чем у изученных в этом отношении насекомых, в клетках которых в это время отмечены интенсивные процессы резорбции (Locke, Collins, 1965; Lock, McMachon, 1971; Larsen, 1976). Однако, такого рода сравнение следует проводить с осторожностью, так как все известные нам работы по жировому телу насекомых выполнены на насекомых с полным превращением.

ЛИТЕРАТУРА

Амосова Л. И. Ультратонкое строение покровов клеща *Hyalomma asiaticum* P. Sch. et E. Shl. при голодании и питании. — Паразитология, 1975, т. 9, вып. 5, с. 412—418.

Балашов Ю. С. Динамика запасных питательных веществ и определение возраста у голодных иксодовых клещей. — Зоол. ж., 1961, т. 40, вып. 9, с. 1354—1363.

Балашов Ю. С. Кровососущие клещи (Ixodoidea) — переносчики болезней человека и животных. Л., «Наука», 1967, 320 с.

Беклемишев В. Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. т. 2, М., «Наука», 1964, 446 с.

Неворотин А. И. Окаймленные пузырьки (coated vesicles) и их функциональное значение в клетках животных. — Цитолог., 1977, т. 19, № 1, с. 5—14.

Райхель А. С. Электронномикроскопическое изучение эндоцитоза в кишечных клетках иксодового клеща. — Цитолог., 1974, т. 16, № 12, с. 1499—1504.

Райхель А. С. Электронномикроскопическое изучение внутриклеточного пищеварения в кишечных клетках иксодового клеща *Hyalomma asiaticum*. II. Формирование остаточных тел. — Цитолог., 1978, т. 20, № 2, с. 142—148.

Цвиленева В. А. О жировом теле у иксодовых клещей. — Докл. АН ТаджССР, 1961, т. 4, № 2, с. 57—60.

Цвиленева В. А. К морфологии соединительной ткани иксодовых клещей. — В кн.: Труды института зоологии и паразитологии АН ТаджССР. Душанбе, 1963, т. 24, 206 с.

Aggarwal S. K., R. C. King. The ultrastructure of the wreath cells of *Drosophila melanogaster* larvae. — Protoplasma, 1966, vol. 18, N 4, p. 343—352.

Bowers B. Coated vesicles in the pericardial cells of aphid (*Mysus persicae* Sulz.). — Protoplasma, 1964, vol. 59, N 2, p. 351—367

Crossley A. C. S. The ultrastructure and function of pericardial cells and other nephrocytes in an insect *Calliphora erythrocephala.* — Tissue and Cell, 1972, vol. 4, N 3, p. 529—560.

Deams W. Th., E. Wisse, P. Broderoo. Electron microscopy of the vacuolar apparatus. — In: Lysosomes in biology and pathology. Amsterdam, 1969, vol. 1, p. 64—112.

Evans J. J. T. Development and ultrastructure of the fat body cells and oenocytes of the Queensland fruit fly, *Dacus tryoni* (Frogg). — Z. Zellforsch., 1967, Bd. 81, H. 1, S. 49—61.

Friend D. S., M. D. Farquhar. Function of coated vesicles during protein absorption in the rat vas defferens. — J. Cell Biol., 1967, vol. 35, N 2, p. 357—376.

Kilby B. A. The biochemistry of the insect fat body. — In: Advances of insect. physiology. London, New York, San Francisco, Academic Press, 1963, vol. 1, p. 111—174.

Kessel R. G. Light and electron microscope studies on the pericardial cells of nymphal and adult grasshoppers, *Melanoplus diffentialis diffentialis* (Thomas). — J. Morphol., 1962, vol. 110, N 1, p. 79—104.

Larsen W. J. Cell remodelling in the fat body of an insect. — Tissue and Cell, 1976, vol. 8, N 1, p. 73—92.

Liu T. P., D. M. Davis. An autoradiographic and ultrastructural study of glycogen metabolism and function in the adult fat body of black-fly during oogenesis. — Entomol. exp. and appl., 1972, vol. 15, N 3, p. 265—273.

Locke M., J. V. Collins. The structure and formation of protein granules in the fat body of an insect. — J. Cell Biol., 1965, vol. 26, N 3, p. 857—884.

Locke M., J. V. Collins. Protein uptake into multivesicular bodies and storage granules in the fat body of an insect. — J. Cell Biol., 1968, vol. 36, N 3, p. 453—483.

Locke M., J. T. Mc Machon. The origin and fate of microbodies in the fate body of an insect. — J. Cell Biol., 1971, vol. 48, N 1, p. 61—78.

Maddrell S. H. P. The mechanisms of insect excretory systems. — In: Advances in insect physiology. London, New York, San Francisco, Academic Press., 1971, vol. 8, p. 199—331.

Maunsbach A. B. Functions of lysosomes in kidney cells. — In: Lysosomes in biology and pathology. Amsterdam, 1969, vol. 1, p. 115—154.

Obenchain F. D., J. H. Oliver. A quantitative analysis of the form, function and interrelationships of fat body and associated tissues in adult ticks (Acari, Ixodoidea). — J. Exp. Zool., 1971, vol. 186, N 3, p. 217—236.

Roth T. F., K. R. Porter. Yolk protein uptake in the oocyte of the mosquito *Aedes aegypti* L. — J. Cell Biol., 1964, vol. 20, N 2, p. 313—320.

Rutschke E., F. Brozio. Untersuchungen zur Ultrastruktur des Fettkörpers von Stabschrekken *Carausius morosus* und deren Veränderung nach Verabreichung subletalen Dosen von Toxaphen. — Zool. Jahrb., 1975, Bd. 94, H. 2, S. 296—318.

Wigglesworth V. B. Cytological changes in fat body of *Rhodnius* during starvation, feeding and oxygen want. — J. Cell Sci., 1967, vol. 2, N 2, p. 243—256.

К ВОПРОСУ О ПРИМЕНЕНИИ РАСТРОВОГО ЭЛЕКТРОННОГО МИКРОСКОПА В ДИАГНОСТИКЕ СЕНОКОСЦЕВ (OPILIONES)

Б. П. Чевризов

Классическая систематика отряда Opiliones базируется главным образом на внешних морфологических особенностях животных. В этой связи для систематиков наиболее важное значение приобретают в первую очередь такие признаки, как общая сегментация тела, степень развития и дифференциация склеритов, своеобразие кутикулярных образований. Особое место в ряду признаков занимает строение ротового аппарата, детальное рассмотрение которого на примере сравнения нескольких видов сенокосцев можно найти в одной из последних работ Аврам (Avram, 1975).

Целесообразность изучения морфологии копулятивного аппарата, как диагностического критерия в отряде Opiliones, вообще отрицалась исследователями до недавнего времени. Однако Шильхавый в 1938 году осуществляет успешную попытку сравнения близких видов сенокосцев на основе изучения их гениталий (Šilhavý, 1938). И хотя крупнейший специалист по сенокосцам Рёвер в своих позднейших работах продолжает игнорировать этот факт (Roewer, 1956, 1957), дальнейшее развитие систематики Opiliones характеризуется возрастанием значения их копулятивных органов.

Шильхавый рассматривает строение копулятивного аппарата сенокосцев, как признак видового (во всяком случае, не выше родового) ранга, и в своей оригинальной системе отряда Opiliones практически не пользуется им (Šilhavý, 1961). Старенга, выделяя новые подсемейства, использует строение полового аппарата сенокосцев, как вспомогательный признак (Staręga, 1976). И, наконец, Мартенс в предложенной им системе Opiliones иллюстрирует свои доводы практически только описанием их гениталий (Martens, 1976).

Тенденция к крайнему преувеличению роли копулятивных органов в систематике сенокосцев кажется нам недостаточно обоснованной, и мы считаем также необходимым проведение тщательного анализа внешней организации животных. Пренебрежение внешними морфологическими особенностями при систематическом анализе отряда Opiliones вызвано, по-видимому, их подверженностью значительной изменчивости и недостаточной технической оснащенностью исследователя, что способствует субъективности суждения. Часто различия в степени развития одного и того же признака (в силу некоторой неоднородности среды обитания и несовпадения онтогенетических стадий) берутся в основу преобразования таксонов, что в дальнейшем вносит путаницу в систему отряда. Однако этих недостатков можно избежать, используя более совершенные методы исследования. Таковым является применение растрового электронного микроскопа, завоевывающего все бóльшую популярность среди систематиков.

Следует отметить, что хотя сканирующий электронный микроскоп уже давно используется специалистами при изучении других групп паукообразных (особенно клещей), по сенокосцам подобные исследования весьма малочисленны (Gruber, 1976; Juberthie, 1976; Juberthie, Massoud, 1976) и демонстрируют только первые попытки его применения.

С целью иллюстрации целесообразности использования растрового электронного микроскопа в диагностике сенокосцев нами были изучены с помощью этого метода три европейских вида рода *Opilio* Herbst (*O. dinaricus* Šilhavý, *O. parietinus* (De Geer), *O. saxatilis* (C. L. Koch). Работа выполнена на спиртовом материале с напылением объектов углем и золотом.

Кроме копулятивного аппарата и передней пары ног самцов, была исследована поверхность кутикулы карапакса и скутума как самцов, так и самок.

В связи с уже упомянутой тенденцией к преувеличению роли строения гениталий в систематике сенокосцев, идентификация видов в роде *Opilio* (как и в других родах) производится главным образом на основе различий в строении пениса. В копулятивном аппарате самцов в семействе Phalangiidae различают три отдела: 1) собственно тело пениса — тонкостенная, слегка уплощенная хитинизированная трубка, внутри которой размещаются мышцы и проходит семенной канал; 2) головка пениса, подвижно сочлененная с апикальным концом тела пениса и загнутая на дорсальную сторону; 3) стилюс — заостренный конец головки пениса, на котором открывается семенной канал.

Форма тела пениса (особенно его апикальной части), головки пениса и стилюса часто является хорошим критерием при диагностике видов.

На рисунках 1—3 изображена дистальная часть пениса сравниваемых видов. Кроме характерной для каждого вида формы головки пениса и стилюса, хорошо заметны различия в строении апикального конца тела пениса. У *O. saxatilis* (рис. 1) отсутствуют апикально-латеральные карманы, но есть ряд щетинок с каждой стороны (единственный пример такого образования в отряде); *O. dinaricus* (рис. 2) имеет длинные щелевидные апикально-латеральные углубления; у *O. parietinus* (рис. 3) карманы компактные и наиболее четко оформленные в роде. По этим признакам самцы рассматриваемых видов отличаются очень легко, и часто в описаниях другие признаки фигурируют только формально, что затрудняет пользование определительными таблицами.

Среди сенокосцев существует половой диморфизм, который чаще всего проявляется в строении хелицер, педипальп, ходильных ног (особенно первой пары). В роде *Opilio* членики первой пары ног самцов, как правило, более массивные и сильнее вооружены, благодаря кутикулярным зубцам на их вентральной поверхности, называемым специалистами «зернышками». Во всех описаниях авторы ограничиваются только упоминанием об их наличии, практически не сравнивая на этой основе различные виды. На рисунках 4—6, где изображены участки бедра первой пары ног сравниваемых форм, видно, что у *O. saxatilis* невысокие конусовидные «зернышки» наиболее многочисленны и располагаются регулярными рядами вдоль бедра, что создает впечатление его ограненности (рис. 4). У *O. parietinus* они уплощенные, более высокие, расположены реже и без видимой регулярности (рис. 6). Бедро *O. dinaricus* лишено «зернышек» в узком смысле этого слова; имеются редкие острые зубчики, сильно наклоненные к поверхности бедра (рис. 5).

До сих пор мы сравнивали только самцов, однако наибольшую трудность представляет различение самок, которые, в отличие от первых, не обладают столь ярко выраженными признаками. Внешнее

строение яйцеклада в близких группах сенокосцев практически одинаковое. Имеются видовые различия в форме семеприемников, но, поскольку их изучение связано с некоторыми трудностями методического характера, систематик в своем диагнозе в большинстве случаев вынужден использовать только внешние морфологические особенности самок. Но самки сравниваемых видов слабо различаются по этим признакам на уровне световой микроскопии, в результате чего их определение часто производится полуинтуитивно, на основе опыта исследователя.

В поисках объективного критерия для различения самок мы обратили внимание на особенности строения кутикулы сенокосцев. Выяснилось, что поверхностная структура кутикулы одинакова у обоих полов и имеет индивидуальный характер у каждого из рассмотренных видов.

Поверхность кутикулы дорсальной стороны тела у разных представителей рода *Opilio* до этого не сравнивалась. В сводках (Kästner, 1935; Šilhavý, 1956; Starega, 1976) упоминается, что она гранулярная или «шагренированная», а при описании видов поверхностная структура кутикулы чаще всего совсем не рассматривается. Наше исследование показало, что поверхность кутикулы отличается не только у разных видов, но и в разных отделах тела. На фотографиях изображены участки покрова карапакса (рис. 7—9) и скутума (рис. 10—12). В общих чертах кутикулу этих участков тела можно отнести к складчато-бугорчатому типу, причем складчатость у всех трех видов сильнее выражена на скутуме. На фотографиях хорошо видны и различия между видами. У *O. saxatilis* между однотипными низкими бугорками на скутуме разбросаны поры (рис. 10), которые не удалось обнаружить у остальных двух видов. У *O. dinaricus* низкие бугорки почти незаметны из-за тесно расположенных более высоких, слегка изогнутых бугорков (рис. 11). Кутикула на скутуме у *O. parietinus* (рис. 12) низкоскладчатая, как и у *O. saxatilis,* но на ней регулярно расположены конусовидные сенсиллы, отсутствующие у двух первых видов.

Поверхность кутикулы карапакса наиболее отличается от общего плана у *O. dinaricus* (рис. 8). При почти полном отсутствии складчатости она имеет ячеистый характер строения, с рядами мелких бугорков по краям ячеек.

Подводя итог исследованию, можно сказать, что даже при таком ограниченном наборе изученных признаков сравниваемые виды легко поддаются идентификации. Очевидно, что при дальнейших исследованиях с помощью растрового электронного микроскопа количество критериев для подобных сравнений еще увеличится.

ЛИТЕРАТУРА

Avram S. Contribution à la connaissance de la structure de la cavité buccale et de la conformation des pièces buccales chez les opilionides cavernicoles de Roumanie (*Brigestus granulatus* Roewer, *Paranemastoma sillii* Herman, *Ischyropsalis manicata* C. L. Koch). — Trav. Inst. Spéol. «Emile Recovitza», Bucarest, 1975, vol. 14, p. 89—97.

Gruber J. Ergebnisse zoologischer Sammelreizen in der Türkei. Zwei neue Nemastomatidenarten mit Stridulationsorganen, nebst Anmerkungen zur systematischen Gliederung der Familie (Opiliones, Arachnida). — Ann. Naturhistor. Mus. Wien, 1976, Bd. 80, S. 781—801.

Juberthie C. Chemical defence in soil opiliones. — Rev. Ecol. Biol. Sol, 1976, vol. 13, N 1, p. 155—160.

Juberthie C., Z. Massoud. Biogéographie, taxonomie et morphologie ultrastructurale des opilions cyphophthalmes. — Rev. Écol. Biol. Sol, 1976, vol. 13, N. 1, p. 219—231.

Kästner A. Opiliones Sundevall, Weberknechte. — In: Kükenthal W., Handbuch der Zoologie, Berlin, 1935, Bd. 3, H. 2, S. 300—393.

Martens J. Genitalmorphologie, System und Phylogenie der Weberknechte (Arachnida: Opiliones). — Ent. Germ., Stuttgart, 1976, N 10, S. 51—68.

Roewer C. Fr. Über Phalangiinae (Phalangiidae, Opiliones Palpatores). (Weitere Weberknechte 19). — Senck. biol., Frankfurt a. M., 1956, Bd. 37, S. 247—318.

Roewer C. Fr. Über Oligolophinae, Caddoinae, Sclerosomatinae, Leiobuninae, Neopilioninae und Leptobuninae (Phalangiidae, Opiliones Palpatores). (Weitere Weberknechte 20). — Senck. biol., Frankfurt a. M., 1957, Bd. 38, S. 323—358.

Staręga W. Opiliones — Kosarze (Arachnoidea). Fauna Polski, Warszawa, 1976, t. 5, 197 s.

Šilhavý V. Význam tvaru kopulačních orgánů v soustavě sekáčů a revise některých evropských druhů rodu *Opilio* Herbst. — Sborn. přír. Kl., Třebíč, 1938, R. 3, s. 7—20.

Šilhavý V., Sekáči. Opilionoidea. Fauna ČSR, Praha, 1956, sv. 7, 272 ss.

Šilhavý V. Die Grundsätze der modernen Weberknechttaxonomie und Revision des bisherigen Systems der Opilioniden. — Verh. 11 intern. Kongr. Ent., Wien, 1961. Bd. 1, S. 262—267.

К СТРОЕНИЮ АНТЕННАЛЬНЫХ СЕНСИЛЛ СЛЕПНЕЙ (DIPTERA, TABANIDAE)

Д. Мягмарсурэн

Самки слепней — кровососы теплокровных животных, активно разыскивающие (роды *Tabanidae, Hybomitra, Atylotus*) или подстерегающие добычу (роды *Chrysops, Haematopota*). Считают, что эти насекомые ориентируются в основном с помощью зрения (Олсуфьев, 1977). Обоняние играет также определенную роль при их нападении на животных. Морфология антеннальных сенсилл изучалась у многих групп насекомых, в том числе некоторых двукрылых (см. Schneider, Steinbrecht, 1968; Slifer, 1970). Нам известна только одна работа по хеморецепторам слепней; в ней рассматриваются не только хитиновые структуры рецепторов, но и их гистологическое строение (Елизаров, Чайка, 1977).

Предлагаемая работа ограничена исследованием только наружных хитиновых структур сенсилл на антеннах слепней. Излагаемые результаты носят предварительный характер.

Материалом для данной работы служили усики 12 видов слепней, относящихся к 4 родам: *Chrysops* (2 вида), *Atylotus* (2 вида), *Haematopota* (3 вида) и *Hybomitra* (5 видов).

Отловленные насекомые сохранялись до исследования сухими, по одному экземпляру в пробирке, или содержались в 70% спирте. Затем усики отделялись (у спиртовых экземпляров высушивались в воздухе), наклеивались электропроводящим клеем и напылялись золотом. Препараты изучались в растровом электронном микроскопе «Стереоскан 2А» при увеличениях от 200 до 4500 раз. Пользуюсь случаем выразить благодарность Ю. С. Балашову за содействие в проведении работы и инженеру А. М. Игнатьеву за помощь при выполнении работы. Экземпляры, фиксированные и хранящиеся в 70% спирте в течение 8—9 месяцев до начала работ, оказались мало пригодными для исследования.

Усики слепней состоят из 3 члеников (рис. 1). Первый и второй членики короткие, покрыты микротрихиями и длинными щетинками (хетами). Микротрихии довольно короткие, тонкие, почти одинаковые у разных просмотренных нами видов и весьма сходные с микротрихиями на других частях головы (рис. 2). Третий членик наиболее крупный. В его основании у многих слепней имеется расширенная часть, так называемая площадка. Длинные щетинки обычно отсутствуют на 3-м членике. Вся его поверхность очень густо покрыта выростами кутикулы. Среди них легко разичаются 2 типа образований:

1) острооканчивающиеся выросты, часто с довольно широким основанием и тонкими бороздками на их поверхности — микротрихии;

2) выросты с округленной вершиной и гладкой поверхностью — базиконические сенсиллы.

Как показали исследования Ю. А. Елизарова и С. Ю. Чайки (1977), микротрихии не имеют внутренней полости и не иннервируются. Считается, что базиконические сенсиллы имеют обонятельную функцию. Целоконические сенсиллы при нашей методике не были обнаружены.

В роде *Chrysops* исследованы 2 вида: *Ch. suavis* Lw. и *Ch. ricardoae* Pl. (рис. 3—4). Характер расположения микротрихий и базиконических сенсилл на вершине и у основания 3-го членика сходен. Микротрихии короткие, с очень широкими основаниями. Хорошо видно, что микротрихии окружают каждую базиконическую сенсиллу, создавая у ее основания подобие округлой капсулы. Базиконические сенсиллы несколько длиннее микротрихий.

В роде *Atylotus* исследованы *A. pallitarsis* Ols. и *A. miser* Szil. (рис. 5). У этого рода четко выявляется различие в расположении базиконических сенсилл и микротрихий в области площадки и на вершине 3-го членика. Микротрихии на вершине длинные, почти равны по длине сенсиллам. На площадке плотность расположения базиконических сенсилл более высокая, микротрихии укорочены и верхние концы сенсилл выдаются свободно.

В роде *Haematopota* просмотрены 3 вида: *H. turkestanica* Krob., *H. tamerlani* Szil. и *H. desertorum* Szil. (рис. 6). Расположение микротрихий и базиконических сенсилл на разных частях 3-го членика усиков в целом сходно. Микротрихии длинные, с вытянутыми, очень острыми концами, которые слегка выступают над базиконическими сенсиллами. Базиконических сенсилл относительно немного.

Из рода *Hybomitra* в нашем материале было 5 видов: *H. nigricornis Ztt.*, *H. lundbecki* Lynb., *H. astur* Erichs., *H. sexfasciata* Hine. и *H. olsoi* Takah.

H. nigricornis Ztt. (рис. 7). Микротрихии длинные, с вытянутыми острыми концами, по длине они почти равны базиконическим сенсиллам.

H. lundbecki Lynb. (рис. 8). Расположение микротрихий и базиконических сенсилл на вершине 3-го членика антенн и на площадке сильно не различается. Микротрихии с широкими основаниями и плавно вытянутыми острыми концами.

H. astur Erichs. (рис. 9—10). Плотность расположения базиконических сенсилл и характер микротрихий различны на разных участках 3-го членика. На вершине базиконические сенсиллы относительно хорошо заметны; микротрихии длинные, равномерно конические. В области площадки плотность базиконических сенсилл значительно выше, сами сенсиллы относительно длиннее. Микротрихии короткие, с широкими основаниями. Вершины сенсилл далеко выдаются из окружения микротрихий.

H. sexfasciata Hine (рис. 11). Единственный из обследованных видов, у которого удалось обнаружить 2 типа базиконических сенсилл. В основании 3-го членика располагаются толстые и более короткие сенсиллы, чем в области площадки и на вершине. В основании 3-го членика сенсиллы почти целиком скрыты очень длинными тонкими густыми микротрихиями. В области площадки микротрихии короткие, конусовидные; базиконические сенсиллы далеко выступают из их окружения. На вершине микротрихии также длинные.

H. olsoi Takah. (рис. 12). Как и у других видов рода, в средней части площадки плотность базиконических сенсилл выше, а микротрихии более короткие, чем на вершине 3-го членика усиков.

ВЫВОДЫ

1. Поверхность 3-го членика антенн у слепней из родов *Chrysops, Atylotus, Haematopota, Hybomitra* несет многочисленные базиконические сенсиллы и микротрихии.

2. Кутикулярные отделы базиконических сенсилл у представителей исследованных родов более или менее сходны.

3. Микротрихии заметно различаются по форме у разных родов и видов. Их длина у одного вида на разных частях 3-го членика различна.

4. Распределение базиконических сенсилл на 3-м членике антенн неравномерное; у слепней из родов *Atylotus* и *Hybomitra* выделяются поля с различным строением поверхности — наибольшая концентрация базиконических сенсилл отмечается в области расширенной части 3-го членика (площадки). Микротрихии в этой части значительно короче сенсилл.

5. В роде *Chrysops* микротрихии расположены кольцом вокруг каждой базиконической сенсиллы.

ЛИТЕРАТУРА

Елизаров Ю. А., С. Ю. Чайка. Ультраструктура обонятельных сенсилл слепней (Diptera, Tabanidae). — Энтомол. обозр., 1977, т. 56, № 2, с. 283—291.

Олсуфьев Н. Г. Фауна СССР. Двукрылые. Слепни (Tabanidae), Л., 1977, т. 7, вып. 2, с. 1—434.

Schneider D., R. A. Steinbrecht. Checklist of insect olfactory sensilla. — Symp. zool. Soc., Lond., 1968, N 23, p. 279—297.

Slifer E. H. The structure of arthropod chemoreceptors. — Ann. Rev. Entomol., 1970, vol. 15, p. 121—142.

РЕФЕРАТЫ

УДК 591.488 595.7

Электронномикроскопическое исследование механорецепторных волосков насекомых. **Иванов В. П.** В кн.: «Ультраструктурные особенности наземных членистоногих». Зоологический институт АН СССР. Л., 1978, с. 5—15.

Исследовалось тонкое строение механорецепторных волосков на антеннах личинок стрекоз *Aeschna sp.* и *Coenagrion sp.*, на антеннах пчелы *Apis melliphera* L. и на анальном сегменте тела личинки комара *Culex pipiens* L. Механорецепторные волоски личинок стрекоз, пчелы и личинки комара различаются по ряду признаков, касающихся тонкого строения их кутикулярных отделов, — волоска, валика, который окружает основание волоска, сочленовной мембраны, соединяющей волосок с кутикулой, волокнистой мембраны и апикального тельца сочленовной ячейки, и представляют собой, по-видимому, разные структурно-функциональные типы волосковых механорецепторных органов насекомых. Илл. 35. Библ. 24.

УДК 591.485.488 : 595.7

Тонкое строение джонстонова органа личинок стрекоз Aeschna sp. и Coenagrion sp. **Иванов В. П.** В кн.: «Ультраструктурные особенности наземных членистоногих». Зоологический институт АН СССР. Л., 1978, с. 16—28.

Джонстонов орган личинок коромысла *Aeschna* и стрелки *Coenagrion* состоит из хордотональных сенсилл. В хордотональной сенсилле имеется три рецепторных и три оберточных клетки. Рецепторные клетки хордотональной сенсиллы различаются по ряду признаков: длине ресничек рецепторных клеток, длине и толщине корешков ресничек и толщине центральных отростков рецепторных клеток. Сенсиллы располагаются в органе строго упорядоченно по отношению к находящимся рядом с ними сенсиллам. Наличие нескольких типов рецепторных клеток в хордотональных сенсиллах и упорядоченное расположение сенсилл в органе могут играть, по-видимому, важную роль в определении функциональных свойств джонстонова органа, и в частности при анализе направления вращения жгутиков антенн. Илл. 28. Библ. 32.

УДК 591.486 595.42

Наружная ультраструктура органа Галлера иксодовых клещей подсемейства Ixodinae (Acarina, Ixodoidea) в связи с систематикой этой группы. **Балашов Ю. С. и С. А. Леонович.** В кн.: «Ультраструктурные особенности наземных членистоногих». Зоологический институт АН СССР. Л., 1978, с. 29—36.

Для всех изученных представителей п/сем. Ixodinae характерен особый иксодинный тип строения органа Галлера. Рассмотрены модификации данного типа строения органа во всех основных подродовых группировках иксодин. Анализ полученных материалов подтверждает систему и филогению п/сем. Ixodinae, предложенные Филипповой (1977). Илл. 32. Библ. 13.

УДК 591.465 595.42

Ультраструктурные особенности оогенеза у иксодового клеща Hyalomma asiaticum. **Райхель А. С.** В кн.: «Ультраструктурные особенности наземных членистоногих». Зоологический институт АН СССР. Л., 1978, с. 37—46.

Ультратонкая организация яичника *H. asiaticum* подобна таковой других исследованных видов иксодоидных клещей. Прослежены изменения ультраструктуры ооцитов в процессе оогенеза, формирование органоидов на стадии цитоплазматического роста. Показано, что выведение рибопротеинов, синтезируемых в ядре ооцита на протяжении периода большого роста, носит сложный характер. В первой половине стадии цитоплазматического роста вокруг ядра формируются аггрегаты гранулярно-фибриллярного материала, контактирующие с митохондриями, позднее — группы рибосомоподобных гранул. В период вителлогенеза происходит образование скоплений гранулярно-фибриллярного материала, не связанных с митохондриями, и отшнуровывание пузырьков от ядерной оболочки. Вителлогенез протекает в две фазы: ранняя — эндогенная и поздняя — экзогенная. В первую фазу предшественники желтка накапливаются в расширениях гранулярного эндоплазматического ретикулума в виде плотных гранул, а в комплексах Гольджи — в виде мультивезикулярных тел. Во вторую фазу происходит интенсивный эндоцитоз белковых компонентов желтка с помощью окаймленных пузырьков размером около 0.15 мкм.

У *H. asiaticum* ножка, связывающая ооцит с яичником, в период цитоплазматического роста и в начале вителлогенеза построена из 2-х типов клеток: пирамидальных и грушевидных. Соединение ооцита с клетками ножки осуществляется зоной развитых взаимопереплетающихся микроворсинок, между которыми образуются окайм-

ленные пузырьки размером 0.07—0.08 мкм. В период формирования желточной оболочки ооцит связан с ножкой цитоплазматическими выростами, заканчивающимися в клетках ножки десмосомоподобными структурами. Илл. 27. Библ. 35.

УДК 591.465 : 595.42

Тонкое строение выводящих путей женской половой системы иксодового клеща Hyalomma asiaticum. Балашов Ю. С. и А. С. Райхель. В кн.: «Ультраструктурные особенности наземных членистоногих». Зоологический институт АН СССР. Л., 1978, с. 47—54.

Исследована ультраструктурная организация яйцеводов, соединительной трубки, семеприемника, придаточной железы, цервикального и вестибулярного отделов эктодермального влагалища у самки *H. asiaticum.* Выявлены изменения ультраструктуры этих отделов женской половой системы в период подготовки к яйцекладке. Илл. 20. Библ. 10.

УДК 591.434 595.7

Сравнительное исследование ультраструктурной организации средней кишки блох (Siphonaptera). Чайка С. Ю. В кн.: «Ультраструктурные особенности наземных членистоногих». Зоологический институт АН СССР. Л., 1978, с. 55—60.

Изучена ультраструктура средней кишки у блох сем. Pulicidae, Ceratophyllidae и Ctenophthalmidae. Выявлено сходство общих черт организации эпителиальных клеток у разных видов напитавшихся и голодных блох. Детально описана ультраструктура микроворсинок, их гликокаликсного покрытия, цитоплазматических органелл, базальной пластинки. Показано, что в основе сходства строения и ультраструктуры средней кишки блох лежит тип их паразитизма, а не филогенетическое родство видов. Илл. 19. Библ. 18.

УДК 591.461 : 595.42

Ультратонкое строение жирового тела иксодового клеща Hyalomma asiaticum. Амосова Л. И. В кн.: «Ультраструктурные особенности наземных членистоногих». Зоологический институт АН СССР. Л., 1978, с. 61—69.

Электронномикроскопическое исследование жирового тела иксодового клеща *H. asiaticum* показало, что в его состав входит три типа клеток, из которых первые два соответствуют базофильным и резервным клеткам, описанным в светооптических исследованиях (Цвиленева, 1961, 1963). Особенностью организации жирового тела иксодовых клещей является морфологическая и функциональная связь с ним нефроцитов, представляющих клетки третьего типа. В период нимфальной фазы деятельность первых двух типов клеток направлена на накопление резервных жиров. Отложение каких-либо других резервных веществ в жировом теле иксодид не отмечено. Изменения, происходящие в жировом теле иксодовых клещей во время линьки, менее значительны, чем у насекомых, в клетках которых в этот период описаны интенсивные процессы резорбции. Илл. 16. Библ. 28.

УДК 591.477 595.43

К вопросу о применении растрового электронного микроскопа в диагностике сенокосцев (Opiliones). Чевризов Б. П. В кн.: «Ультраструктурные особенности наземных членистоногих». Зоологический институт АН СССР. Л., 1978, с. 70—73.

Изучены три вида рода *Opilio: O. dinaricus, O. parietinus* и *O. saxatilis.* Показана возможность идентификации видов не только на основе различий в строении копулятивного аппарата самцов и вооружении их первой пары ног, но и благодаря особенностям поверхностной структуры кутикулы на карапаксе и скутуме как самцов, так и самок. Илл. 12. Библ. 12.

УДК 591.477 595.7

К строению антеннальных сенсилл слепней (Diptera, Tabanidae). Мягмарсурэн Д. В кн.: «Ультраструктурные особенности наземных членистоногих». Зоологический институт АН СССР. Л., 1978, с. 74—76.

Работа посвящена исследованию наружного строения сенсилл на антеннах слепней. На основании электронно-микроскопических исследований автор приходит к выводу, что поверхность 3-го членика антенн у слепней родов *Atylotus, Chrysops, Haematopota, Hybomitra* несет многочисленные базиконические сенсиллы и микротрихии. Кутикулярные отделы базиконических сенсилл у представителей исследованных родов более или менее сходны. Микротрихии заметно различаются по форме у раз-

ных родов и видов. Их длина у одного вида на разных частях 3-го членика различна. Распределение базиконических сенсилл на 3-ем членике антенн неравномерное у слепней из родов *Atylotus* и *Hybomitra.* Выделяются поля с различным строением поверхности — наибольшая концентрация базиконических сенсилл отмечается в области расширенной части 3-го членика (площадки). Микротрихии в этой части членика значительно короче сенсилл. В роде *Chrysops* микротрихии расположены кольцом вокруг каждой базиконической сенсиллы. Илл. 12. Библ. 4.

К статье В. П. Иванова (стр. 5—15)

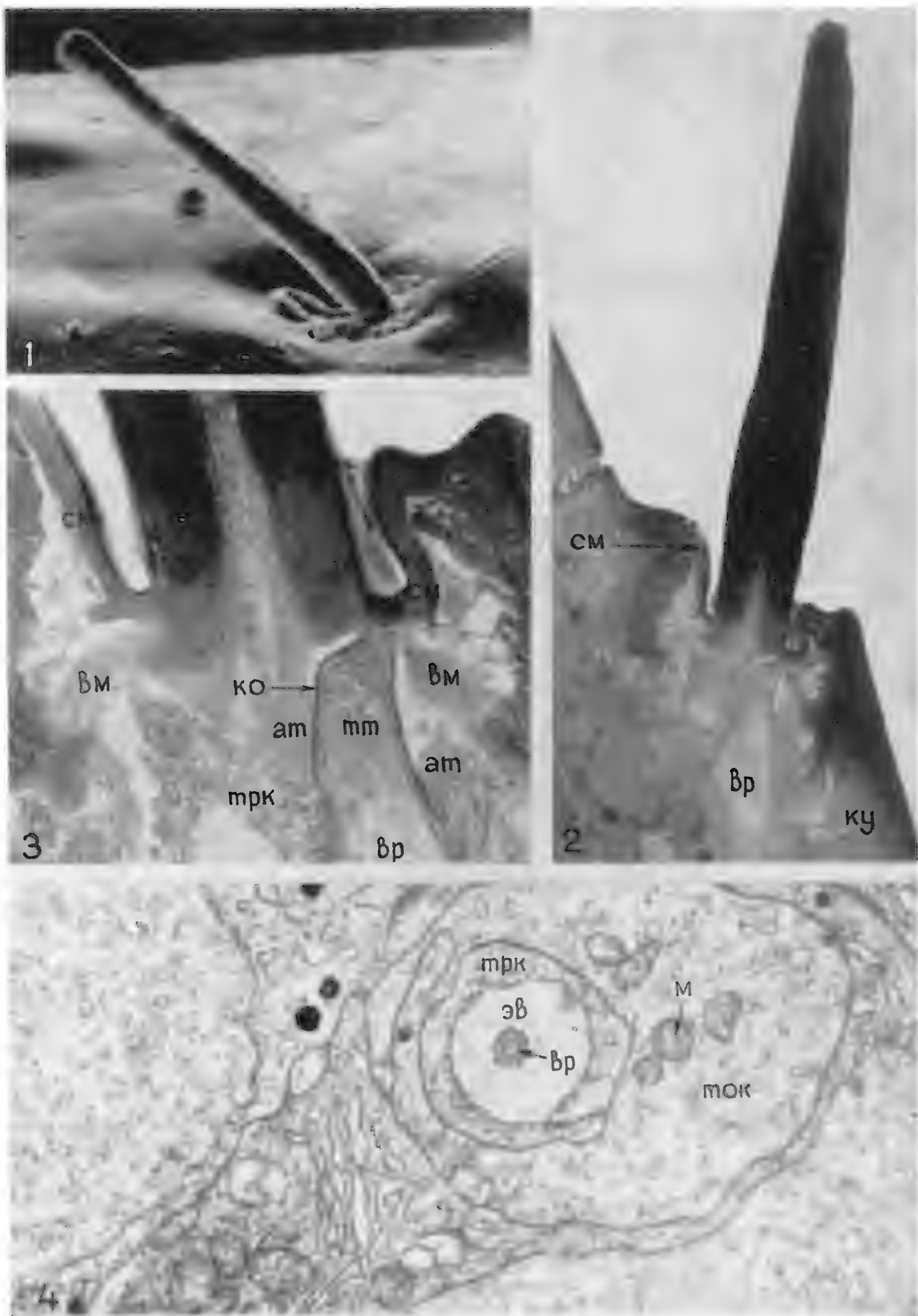


Рис. 1—4. Тонкое строение волоскового механорецепторного органа личинок стрекоз *Aeschna* и *Coenagrion*.

1 — механорецепторный волосок личинки *Aeschna*, ×1900; 2 — продольный срез через механорецепторный волосок и видоизмененную ресничку *(вр)* рецепторной клетки; личинка *Coenagrion*, ×7000; 3 — продольный срез через основание механорецепторного волоска и его сочленовную ячейку; личинка *Coenagrion*, ×18 000; 4 — поперечный срез через базальный отдел видоизмененной реснички *(вр)* рецепторной клетки; личинка *Aeschna*, ×15 000.

ат — апикальное тельце, *вм* — волокнистая мембрана, *вр* — видоизмененная ресничка, *ко* — кутикулярная оболочка, *ку* — кутикула, *м* — митохондрия, *см* — сочленовная мембрана, *ток* — тормогенная клетка, *трк* — трихогенная клетка, *тт* — трубчатое тельце реснички, *эв* — экстраклеточная вакуоль.

К статье В. П. Иванова (стр. 5—15)

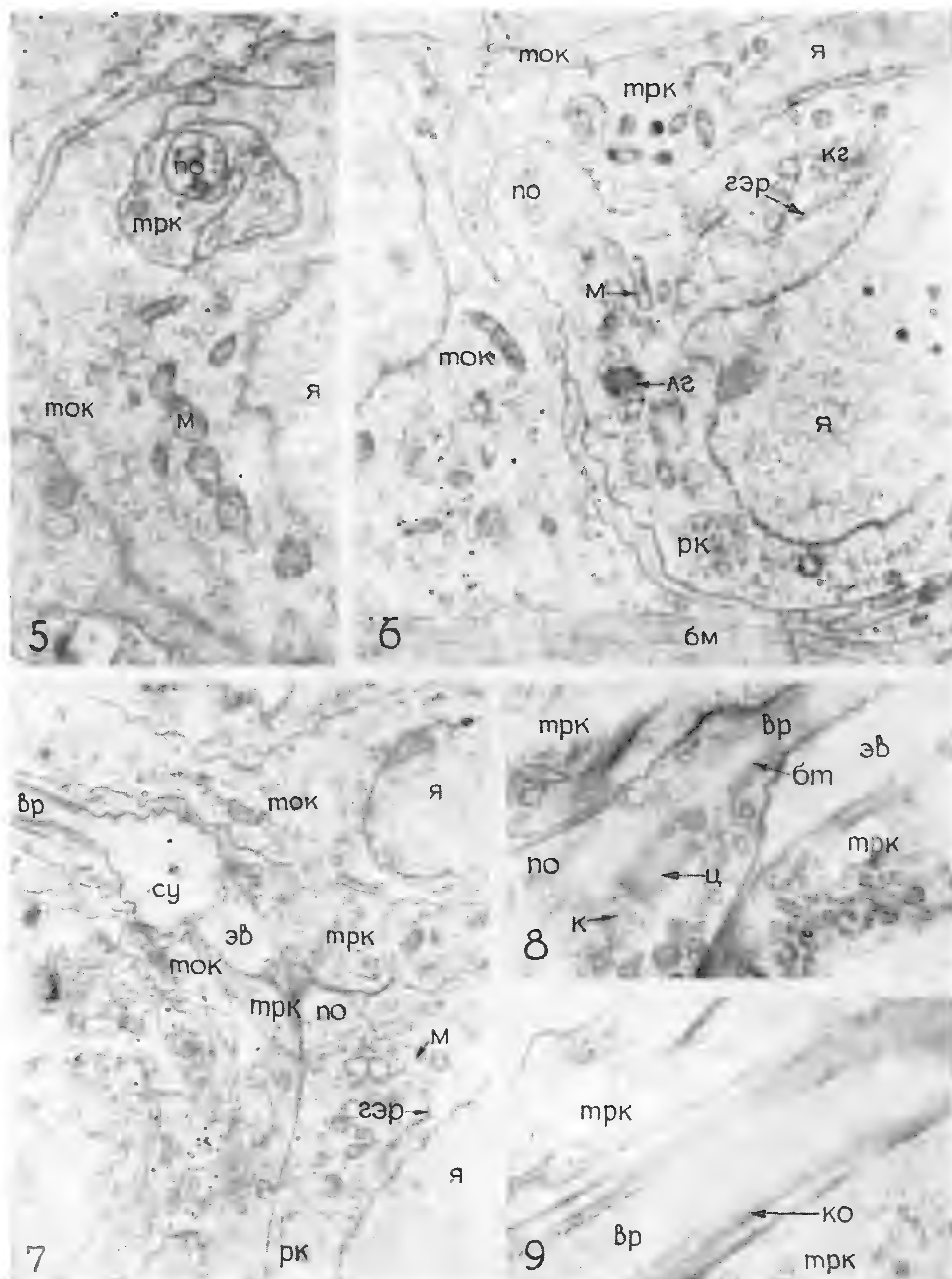


Рис. 5—9. Тонкое строение и ультраструктурные особенности развития волоскового механорецепторного органа личинок *Aeschna* и *Coenagrion*.

5 — поперечный срез через периферический отросток (*по*) рецепторной клетки; личинка *Aeschna*, ×13 000; 6 — перикарион и периферический отросток (*по*) рецепторной клетки (*рк*); личинка *Aeschna*, ×9000; 7 — перикарион и видоизмененная ресничка (*вр*) рецепторной клетки (*рк*) во время одной из ранних стадий развития волоскового механорецепторного органа; личинка *Aeschna*, ×11 000; 8 — базальная область видоизмененной реснички (*вр*), представленной на рис. 7, ×32 000; 9 — вершина видоизмененной реснички (*вр*), представленной на рис. 7, ×24 000. *бм* — базальная мембрана, *бт* — базальное тельце, *вр* — видоизмененная ресничка, *гэр* — гранулярный эндоплазматический ретикулум, *к* — корешок реснички, *кг* — комплекс Гольджи, *ко* — кутикулярная оболочка, *лг* — лизосомоподобная гранула, *м* — митохондрия, *по* — периферический отросток, *рк* — рецепторная клетка, *су* — сферическое утолщение реснички, *ток* — тормогенная клетка, *трк* — трихогенная клетка, *ц* — центриоль, *эв* — экстраклеточная вакуоль, *я* — ядро.

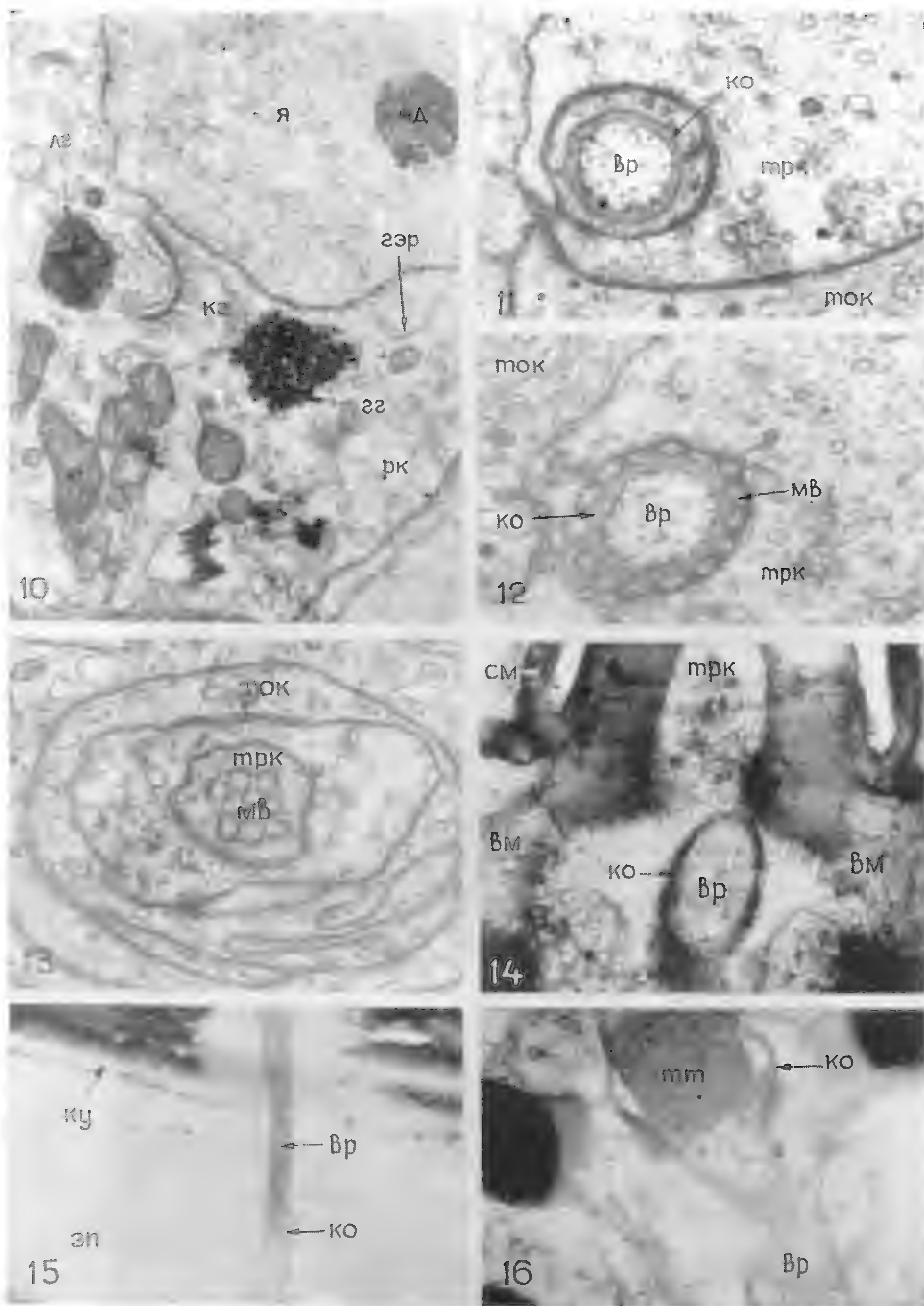


Рис. 10—16. Ультраструктурные особенности развития волоскового механорецепторного органа личинок *Aeschna* и *Coenagrion* и его преобразование, связанное со сменой кутикулярных покровов личинок при линьке.

10 — перикарион рецепторной клетки (*рк*) на одной из ранних стадий развития волоскового механорецепторного органа; личинка *Coenagrion*, ×12 000; 11, 12, 13 — одна из ранних стадий развития волоскового механорецепторного органа — поперечные срезы через апикальную область видоизмененной реснички (*вр*) (рис. 11), вершину реснички (рис. 12) и микроворсинки (*мв*) трихогенной клетки, расположенные над вершиной реснички (рис. 13); личинка *Aeschna*, 11 — ×26 000, 12 — ×31 000, 13 — ×27 000; 14 — основание механорецепторного волоска и его сочленовная ячейка на одной из последних стадий развития волоскового механорецепторного органа (ср. с рис. 3); личинка *Coenagrion*, ×18 000; 15 — участок экзувия и соединенный с расположенным на экзувии кутикулярным волоском дистальный отдел видоизмененной реснички (*вр*) рецепторной клетки; личинка *Aeschna*, ×10 000; 16 — участок сочленовной ячейки механорецепторного волоска, расположенного на экзувии. При ферментативном расщеплении экзувия в ходе подготовки личинки к линьке сохранились трубчатое тельце (*тт*) реснички и апикальный отдел кутикулярной оболочки (*ко*); личинка *Aeschna*, ×16 000.

вм — волокнистая мембрана, *вр* — видоизмененная ресничка, *гг* — гранулы гликогена, *гэр* — гранулярный эндоплазматический ретикулум, *кг* — комплекс Гольджи, *ко* — кутикулярная оболочка, *ку* — кутикула, *лг* — лизосомоподобная гранула, *м* — митохондрия, *мв* — микроворсинки, *рк* — рецепторная клетка, *см* — сочленовная мембрана, *ток* — тормогенная клетка, *трк* — трихогенная клетка, *тт* — трубчатое тельце реснички, *эп* — экзувиальная полость, *я* — ядро, *яд* — ядрышко.

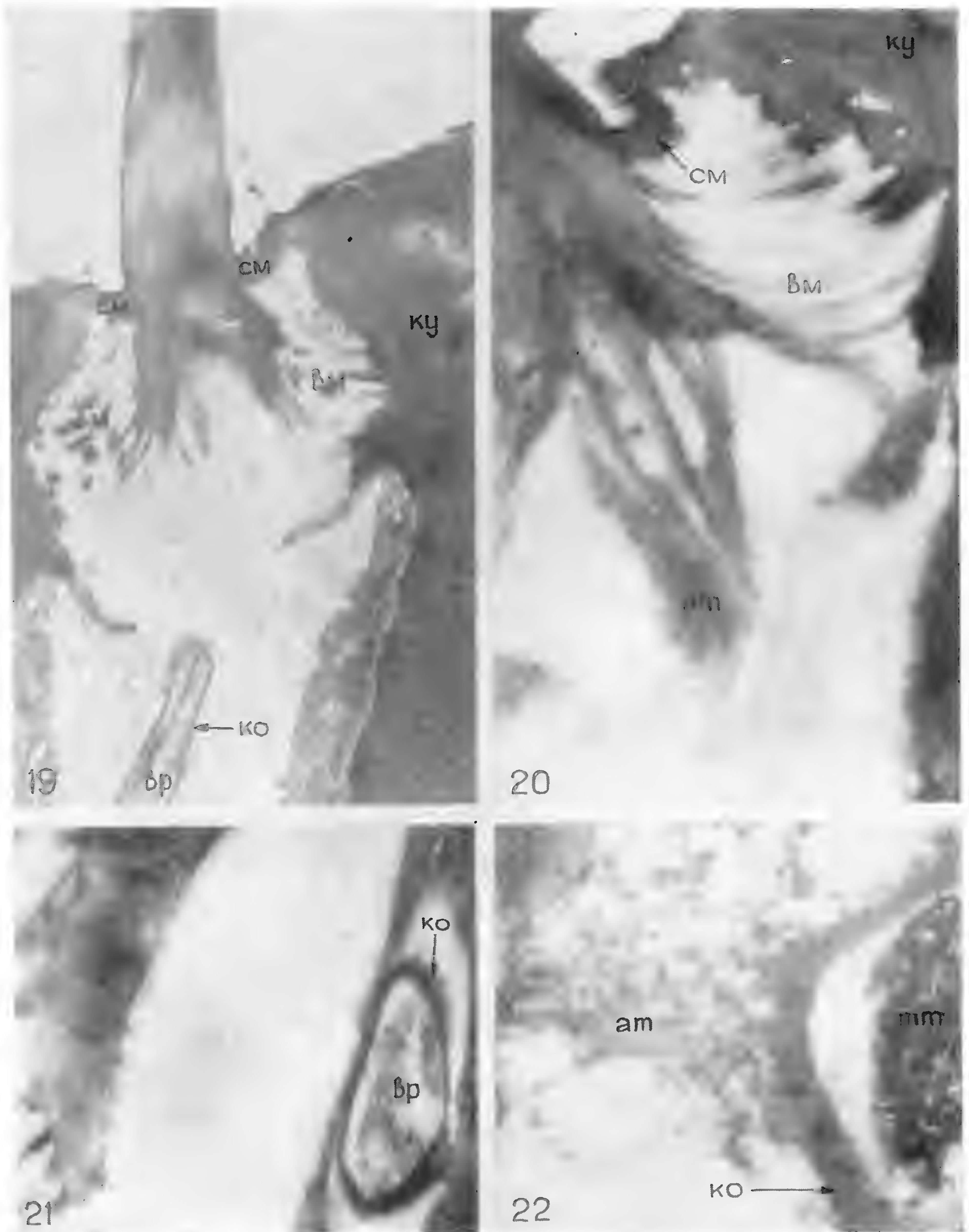


Рис. 19—22. Тонкое строение механорецепторного волоска пчелы *Apis melliphera.*

19 — продольный срез через механорецепторный волосок и его сочленовную ячейку, ×13 000; 20 — продольный срез через основание механорецепторного волоска и его сочленовную ячейку, × 24 000; 21 — основание механорецепторного волоска и апикальная область видоизмененной реснички (*вр*) рецепторной клетки, ×45 000: 22 — поперечный срез через вершину видоизмененной реснички — ее трубчатое тельце (*тт*), ×76 000.

ат — апикальное тельце, *вм* — волокнистая мембрана, *вр* — видоизмененная ресничка, *ко* — кутикулярная оболочка, *ку* — кутикула, *см* — сочленовная мембрана, *тт* — трубчатое тельце реснички.

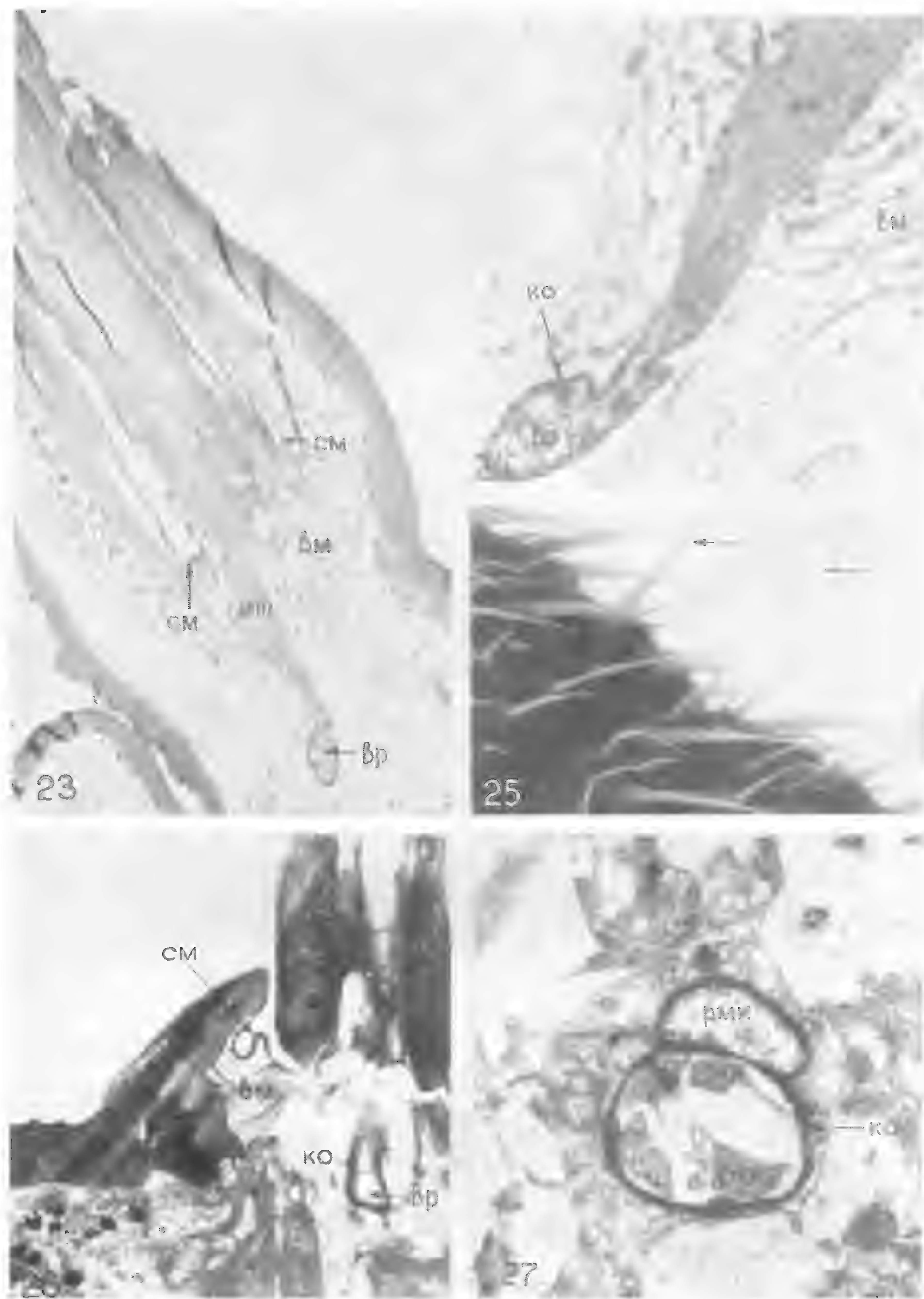


Рис. 23—27. Тонкое строение механорецепторного волоска личинки комара *Culex pipiens* и вкусового волоска скорпионницы *Panorpa communis*, реагирующего также и на механические стимулы.

23 — продольный срез через механорецепторный волосок и его сочленовную ячейку; личинка *Culex pipiens*, ×8000; 24 — участок сочленовной ячейки механорецепторного волоска при большем увеличении; личинка *Culex pipiens*, ×21 000; 25 — участок антенны *Panorpa communis* и расположенные в дистальной части одного из члеников антенны 2-а вкусовых волоска (отмечены стрелками), ×1200; 26 — продольный срез через волосок *Panorpa communis* и его сочленовную ячейку, ×9000, (из Иванова и др., 1975); 27 — поперечный срез через видоизмененную ресничку механорецепторной клетки (*ркм*) и видоизмененные реснички хеморецепторных клеток (*рхк*) волоскового органа *Panorpa communis*, ×20 000, (из Иванова и др., 1975).

ат — апикальное тельце, *вм* — волокнистая мембрана, *вр* — видоизмененная ресничка, *ко* — кутикулярная оболочка, *рхк* — ресничка хеморецепторной клетки, *рмк* — ресничка механорецепторной клетки, *см* — сочленовная мембрана.

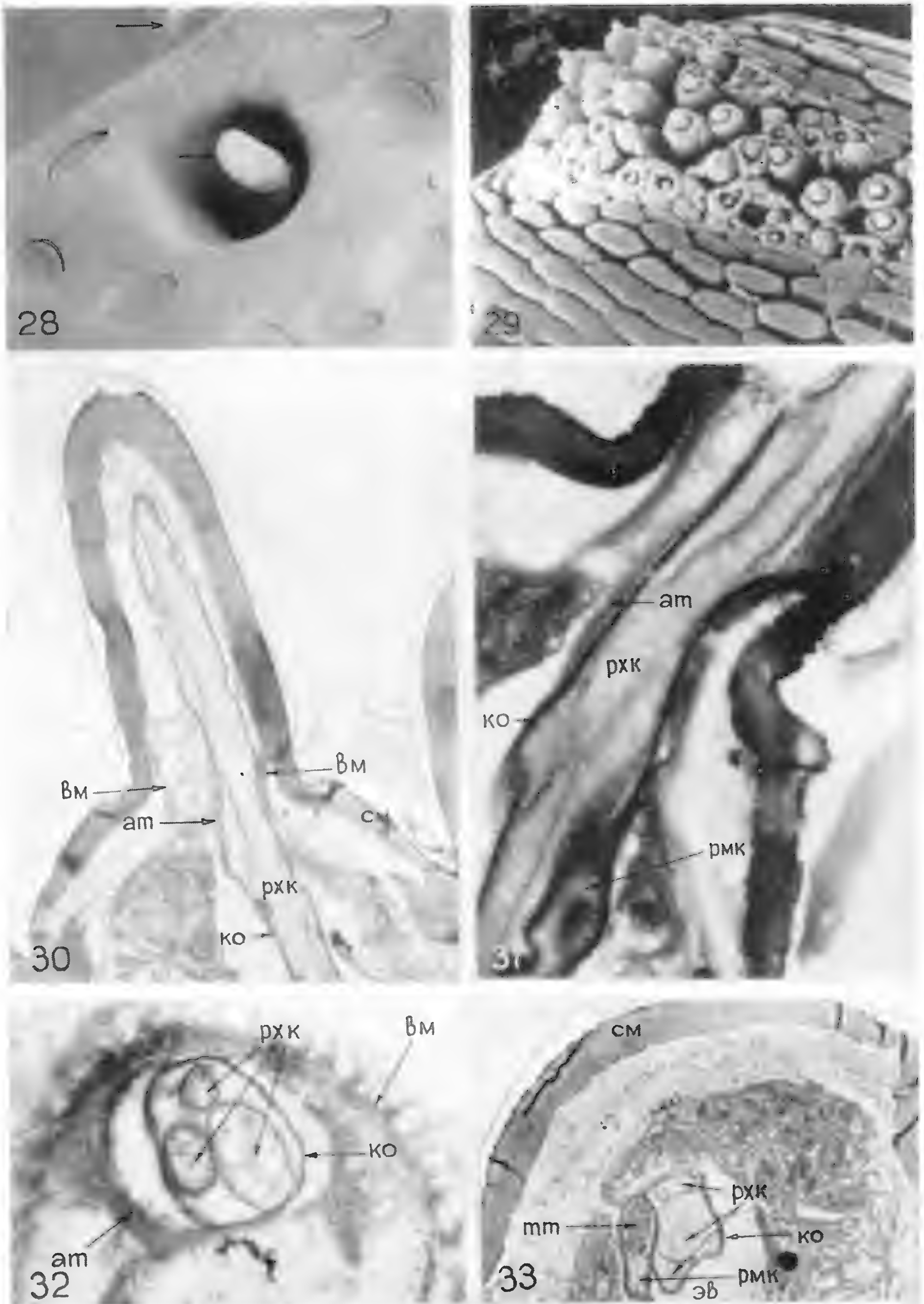


Рис. 28—33. Тонкое строение базиконических сенсилл жука *Acilius sulcatus*.

28 — участок одного из члеников жгутика антенны и расположенные в дистальной части этого членика волоски 2-х базиконических сенсилл (отмечены стрелками), ×1300; 29 — вершина пальпы и расположенные на ней волоски базиконических сенсилл, ×1400; 30 — продольный срез через волосок базиконической сенсиллы и его сочленовную ячейку, ×5000, (из Иванова, 1966); 31 — продольный срез через основание волоска. Видна апикальная область видоизмененной реснички механорецепторной клетки *(рмк)*, отделенная от ресничек хеморецепторных клеток *(рхк)* кутикулярной перегородкой, ×15 000; *32* — поперечный срез через волокнистую мембрану *(вм)* и апикальное тельце (*ат*) сочленовной ячейки волоска, ×14 000, (из Иванова, 1969); 33 — поперечный срез через вершину видоизмененной реснички механорецепторной клетки и трубчатое тельце (*тт*) этой реснички; вершина реснички механорецепторной клетки (*рмк*) отделена от ресничек хеморецепторных клеток кутикулярной перегородкой, ×9000, (из Иванова, 1966).

ат — апикальное тельце, *вм* — волокнистая мембрана, *ко* — кутикулярная оболочка, *рмк* — ресничка механорецепторной клетки, *рхк* — ресничка хеморецепторной клетки, *см* — сочленовная мембрана, *эв* — экстраклеточная вакуоль.

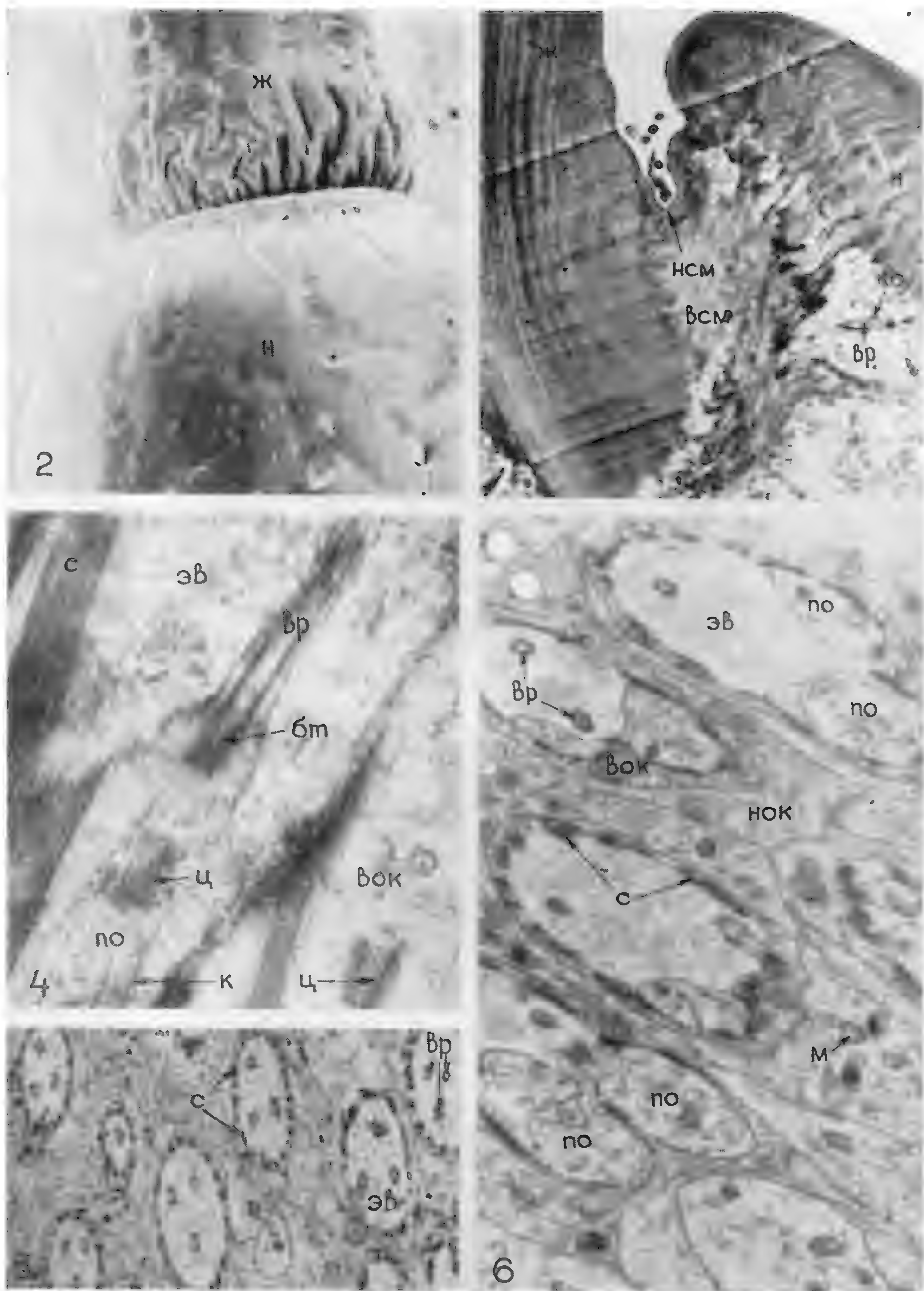


Рис. 2—6. Тонкое строение джонстонова органа личинок стрекоз *Aeschna* и *Coenagrion*.

2 — ножка (*н*) и первый членик жгутика (*ж*) антенны; личинка *Aeschna*, ×360; 3 — продольный срез через сочленовную мембрану, соединяющую ножку (*н*) и первый членик жгутика (*ж*) антенны; личинка *Coenagrion*, ×4000; 4 — видоизмененная ресничка (*вр*) рецепторной клетки; личинка *Coenagrion*, ×24 000; 5 — поперечный срез через проксимальные отделы видоизмененных ресничек (*вр*) рецепторных клеток хордотональных сенсилл; личинка *Coenagrion*, ×3500; 6 — поперечный срез через проксимальные отделы видоизмененных ресничек (*вр*) и периферические отростки (*по*) рецепторных клеток хордотональных сенсилл; личинка *Coenagrion*, ×7000. *бт* — базальное тельце реснички, *вок* — внутренняя оберточная клетка, *вр* — видоизмененная ресничка, *всм* — внутренний волокнистый слой сочленовной мембраны, *ж* — жгутик антенны, *к* — корешок реснички, *ко* — кутикулярная оболочка, *м* — митохондрия, *н* — ножка антенны, *нок* — наружная оберточная клетка, *нсм* — наружный слой сочленовной мембраны, *по* — периферический отросток, *с* — сколопаль, *ц* — центриоль, *эв* — экстраклеточная вакуоль.

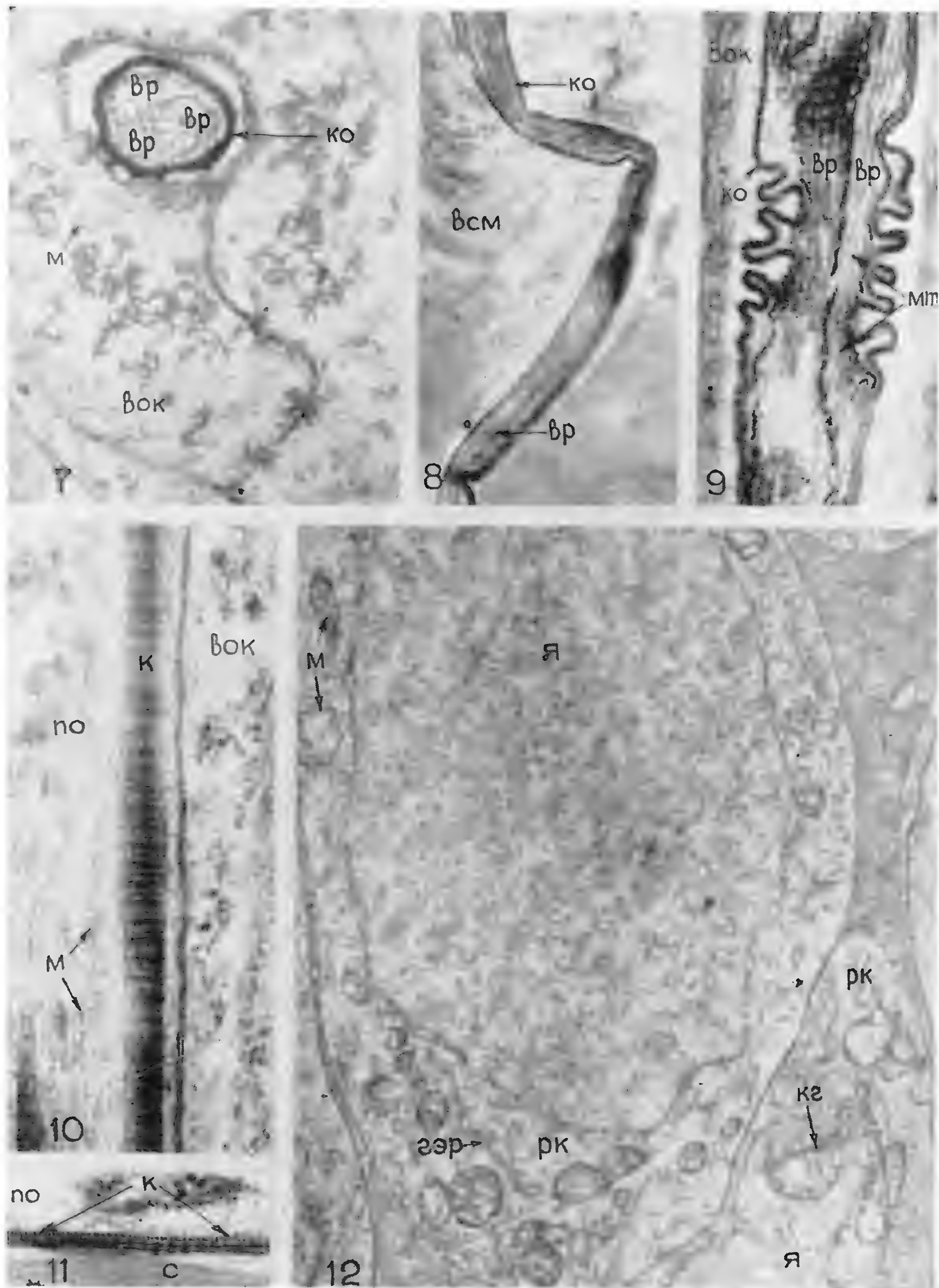


Рис. 7—12. Тонкое строение джонстонова органа личинок стрекоз *Aeschna* и *Coenagrion.*

7 — поперечный срез через дистальные отделы видоизмененных ресничек (*вр*) рецепторных клеток хордотональной сенсиллы; личинка *Coenagrion,* ×24 000; 8 — продольный срез через дистальные отделы видоизмененных ресничек (*вр*) рецепторных клеток хордотональной сенсиллы; личинка *Coenagrion,* ×13 000; 9 — продольный срез через дистальные отделы видоизмененных ресничек (*вр*) рецепторных клеток хордотональной сенсиллы; личинка *Coenagrion,* ×33 000; 10 — корешок (*к*) реснички рецепторной клетки; личинка *Coenagrion,* ×36 000; 11 — корешок (*к*) реснички рецепторной клетки; личинка *Coenagrion,* ×33 000; 12 — перикарионы рецепторных клеток (*рк*); личинка *Aeschna,* ×14 000.
вок — внутренняя оберточная клетка, *вр* — видоизмененная ресничка, *всм* — внутренний волокнистый слой сочленовной мембраны, *гэр* — гранулярный эндоплазматический ретикулум, *к* — корешок реснички, *кг* — комплекс Гольджи, *ко* — кутикулярная оболочка, *м* — митохондрия, *мт* — микротрубочки, *по* — периферический отросток, *рк* — рецепторная клетка, *с* — сколопаль, *я* — ядро

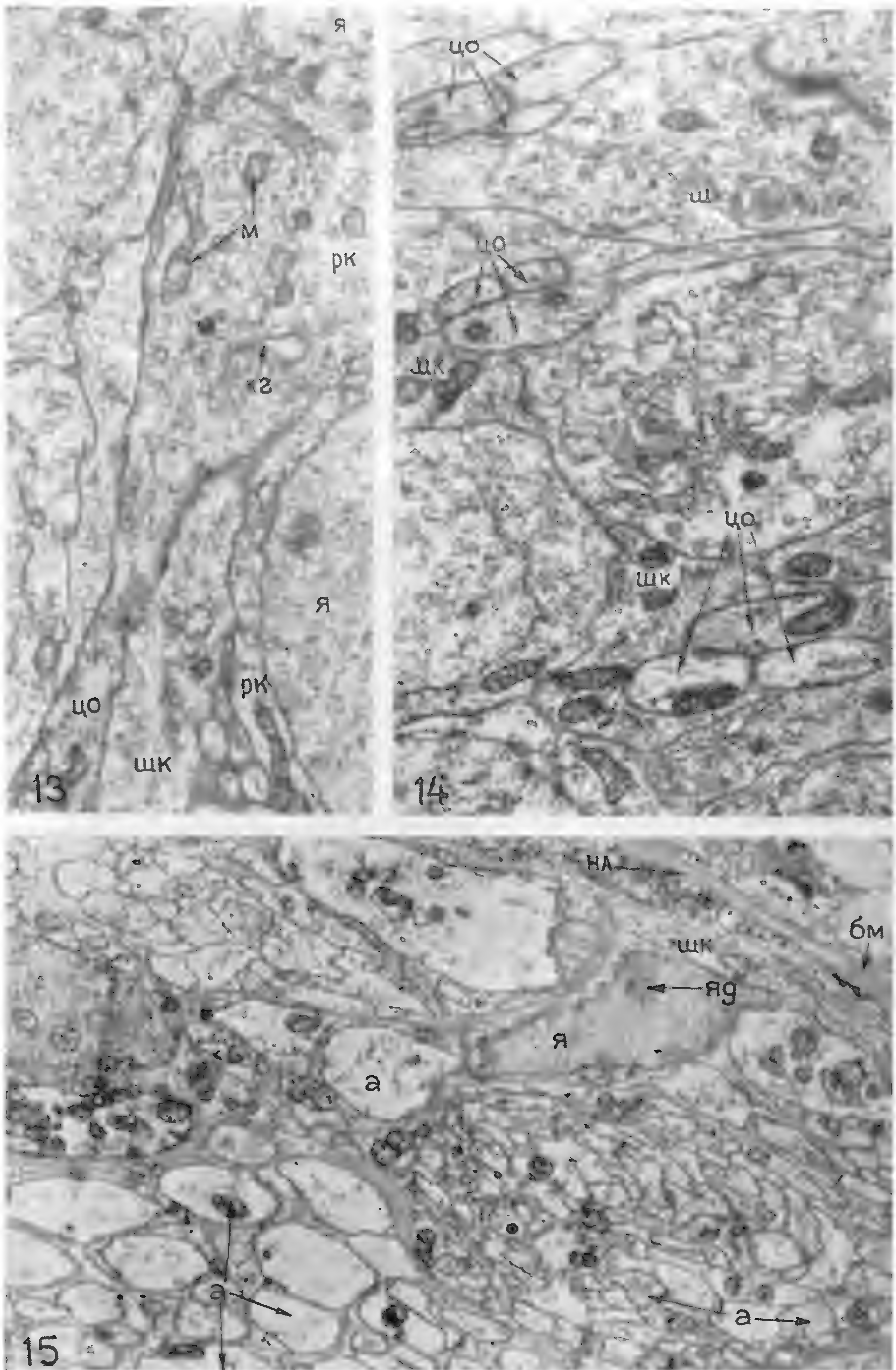


Рис. 13—15. Тонкое строение джонстонова органа личинок стрекоз *Aeschna* и *Coenagrion.*

13 — перикарион и центральный отросток (*цо*) рецепторной клетки (*рк*); личинка *Aeschna*, ×13, 000; 14 — центральные отростки (*цо*) 3-х хордотональных сенсилл в базальной области гиподермы; личинка *Aeschna*, ×14 000; 15 — поперечный срез через участок антеннального нерва; личинка *Aeschna*, ×8000.

а — аксон, *бм* — базальная мембрана, *гк* — гиподермальная клетка, *кг* — комплекс Гольджи, *м* — митохондрия, *нл* — неврилемма, *рк* — рецепторная клетка, *цо* — центральный отросток, *шк* — шванновская клетка, *я* — ядро, *яд* — ядрышко.

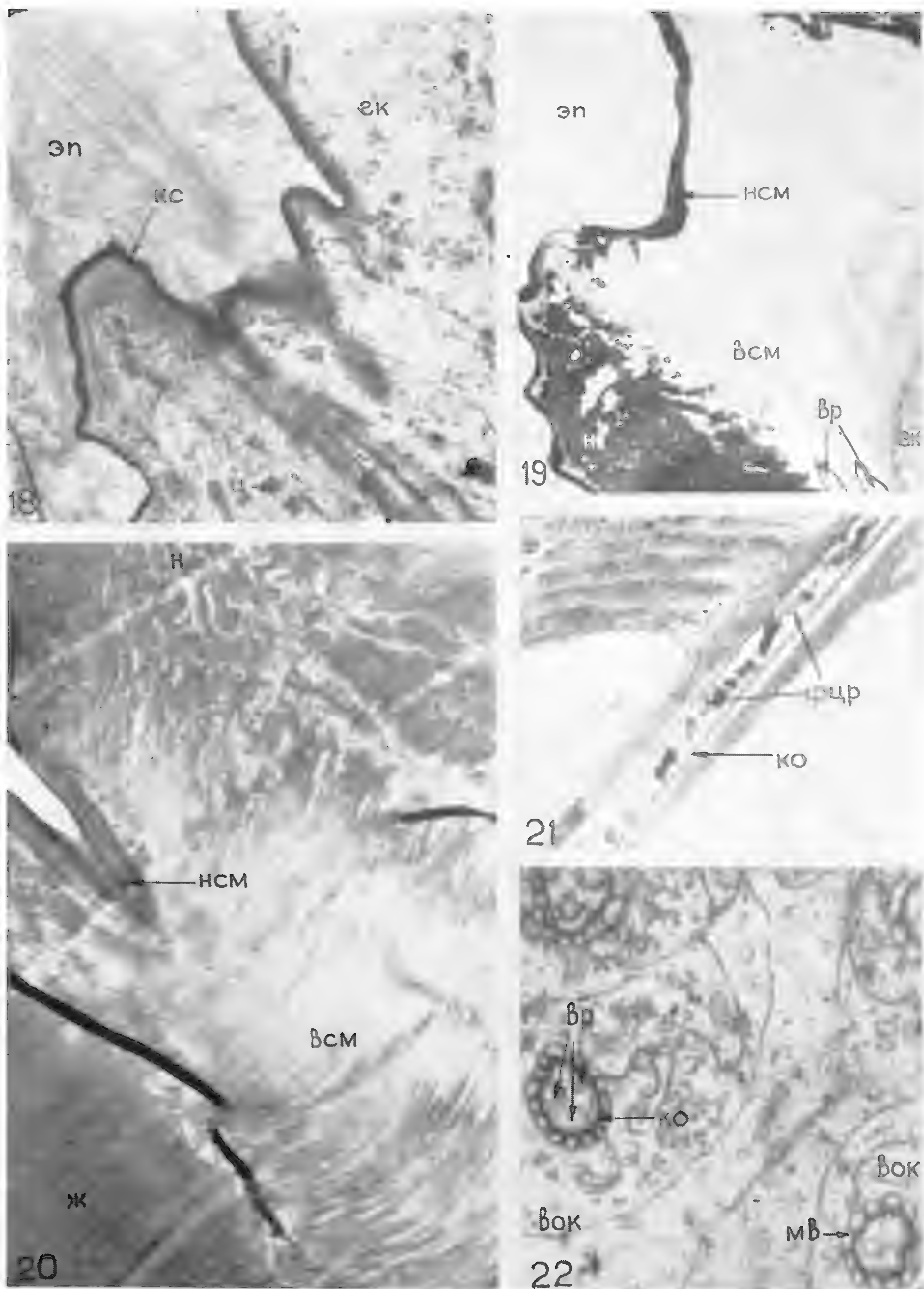


Рис. 18—22. Ультраструктурные особенности преобразования джонстонова органа личинок стрекоз *Aeschna* и *Coenagrion*, связанного со сменой кутикулярных покровов при линьке.

18 — участок формирующейся сочленовной мембраны, соединяющей ножку и жгутик антенны — образование кутикулинового слоя на апикальной поверхности гиподермы; личинка *Coenagrion*, ×6500; 19 — участок сочленовной мембраны, соединяющей ножку (*н*) и жгутик (*ж*) антенны, — формирование внутреннего волокнистого слоя сочленовной мембраны (*всм*); личинка *Coenagrion*, ×4000; 20 — продольный срез через окончательно сформированную сочленовную мембрану, соединяющую ножку (*н*) и жгутик (*ж*) антенны; личинка *Aeschna*, ×7000; 21 — участок экзувия, кутикулярная оболочка (*ко*) и расположенные в ней фрагменты цитоплазмы дистальных отделов видоизмененных ресничек (*фцр*) рецепторных клеток хордотональной сенсиллы; личинка *Coenagrion*, ×13 000; 22 — одна из ранних стадий развития хордотональных сенсилл: поперечный срез через видоизмененные реснички (*вр*) рецепторных клеток сенсилл; личинка *Coenagrion*, ×6000.

вок — внутренняя оберточная клетка, *вр* — видоизмененная ресничка, *всм* — внутренний волокнистый слой сочленовной мембраны, *гк* — гиподермальная клетка, *ж* — жгутик антенны, *ко* — кутикулярная оболочка, *кс* — кутикулиновый слой, *мв* — микроворсинки, *н* — ножка антенны, *нсм* — наружный слой сочленовной мембраны, *ц* — центриоль, *эп* — экзувиальная полость, *фцр* — фрагменты цитоплазмы видоизмененной реснички.

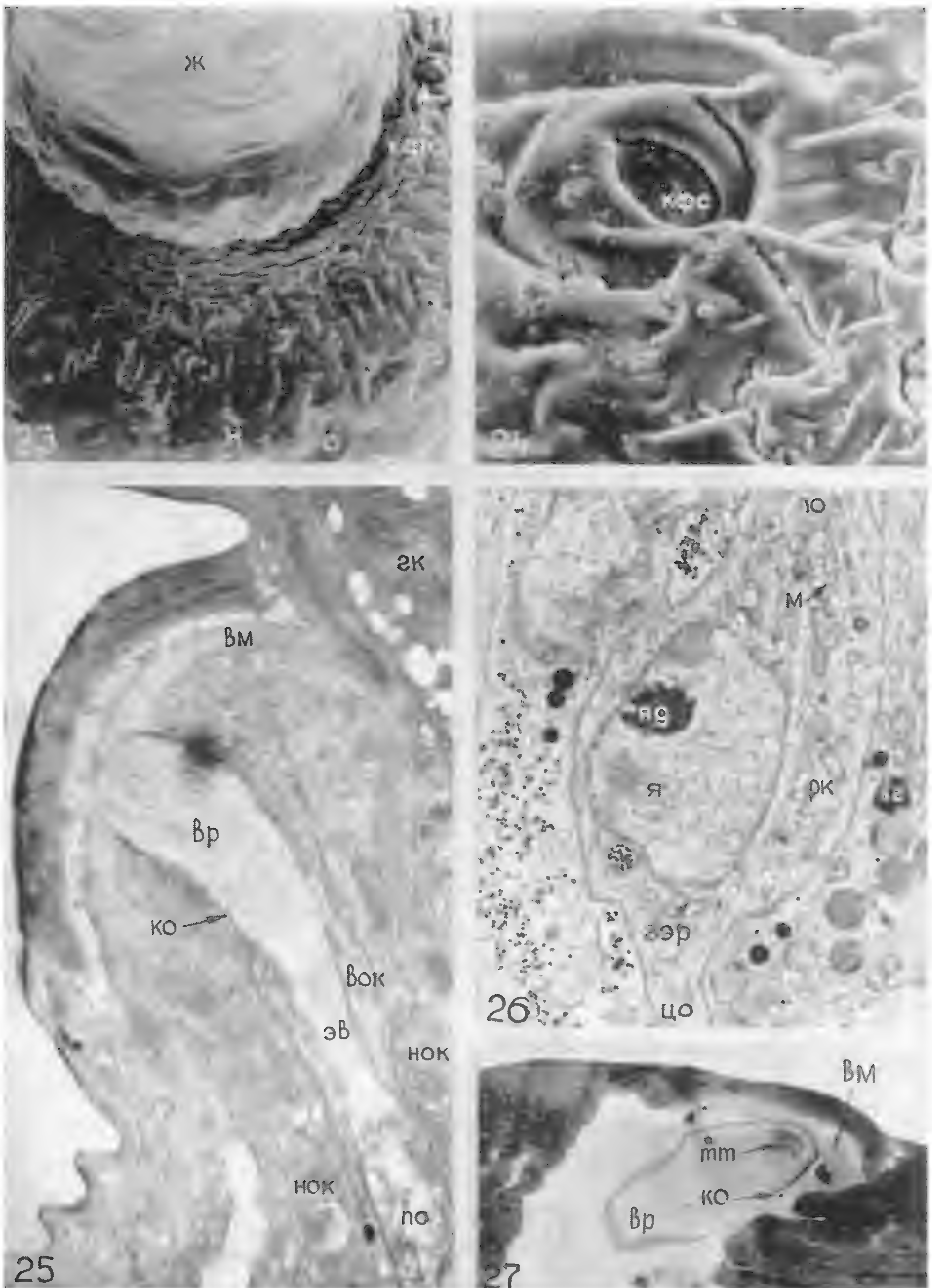


Рис. 23—27. Тонкое строение кампаниформной сенсиллы личинок стрекоз *Aeschna* и *Coenagrion*.

23 — кутикулярный купол кампаниформной сенсиллы (*кфс*); личинка. *Aeschna*, ×430; 24 — кутикулярный купол кампаниформной сенсиллы (*кфс*) при большем увеличении; личинка *Aeschna*, ×1400; 25 — продольный срез через кутикулярный купол сенсиллы и видоизмененную ресничку (*вр*) рецепторной клетки; личинка *Coenagrion*, ×12 000; 26 — перикарион рецепторной клетки (*рк*) с отходящими от него центральным (*цо*) и периферическим (*по*) отростками; личинка *Aeschna*, ×8500; 27 — участок экзувия с куполом сенсиллы и вершиной видоизмененной реснички (*вр*) рецепторной клетки; личинка *Coenagrion*, ×16 000.

вм — волокнистая мембрана, *вок* — внутренняя оберточная клетка, *вр* — видоизмененная ресничка, *гк* — гиподермальная клетка, *гэр* — гранулярный эндоплазматический ретикулум, *ж* — жгутик антенны, *кг* — комплекс Гольджи, *ко* — кутикулярная оболочка, *кфс* — кампаниформная сенсилла, *лг* — лизосомоподобная гранула, *м* — митохондрия, *н* — ножка антенны, *нок* — наружная оберточная клетка, *по* — периферический отросток, *рк* — рецепторная клетка, *тт* — трубчатое тельце реснички, *цо* — центральный отросток, *эв* — экстраклеточная вакуоль, *я* — ядро, *яд* — ядрышко.

К статье Ю. С. Балашова и С. А. Леоновича (стр. 29—36)



Рис. 1—4. *Ixodes persulcatus* (подрод *Ixodes s. str.*).

1 — общий вид самца (орган Галлера отмечен стрелкой), ×20, *2* — передняя конечность с расположенным на ней органом Галлера, ×110; 3 — общий вид органа Галлера; ×680; 4 — передняя группа сенсилл и капсулярное отверстие органа Галлера, ×2600.

бв — бороздчатый волосок, *бов* — боковые волоски, *дв* — дистальные волоски, *кв* — конический волосок, *ко* — капсулярное отверстие, *ог* — орган Галлера, *пв* — пористый волосок, *пг* — передняя группа сенсилл, *пкв* — посткапсулярные волоски, *тв* — тонкий волосок.

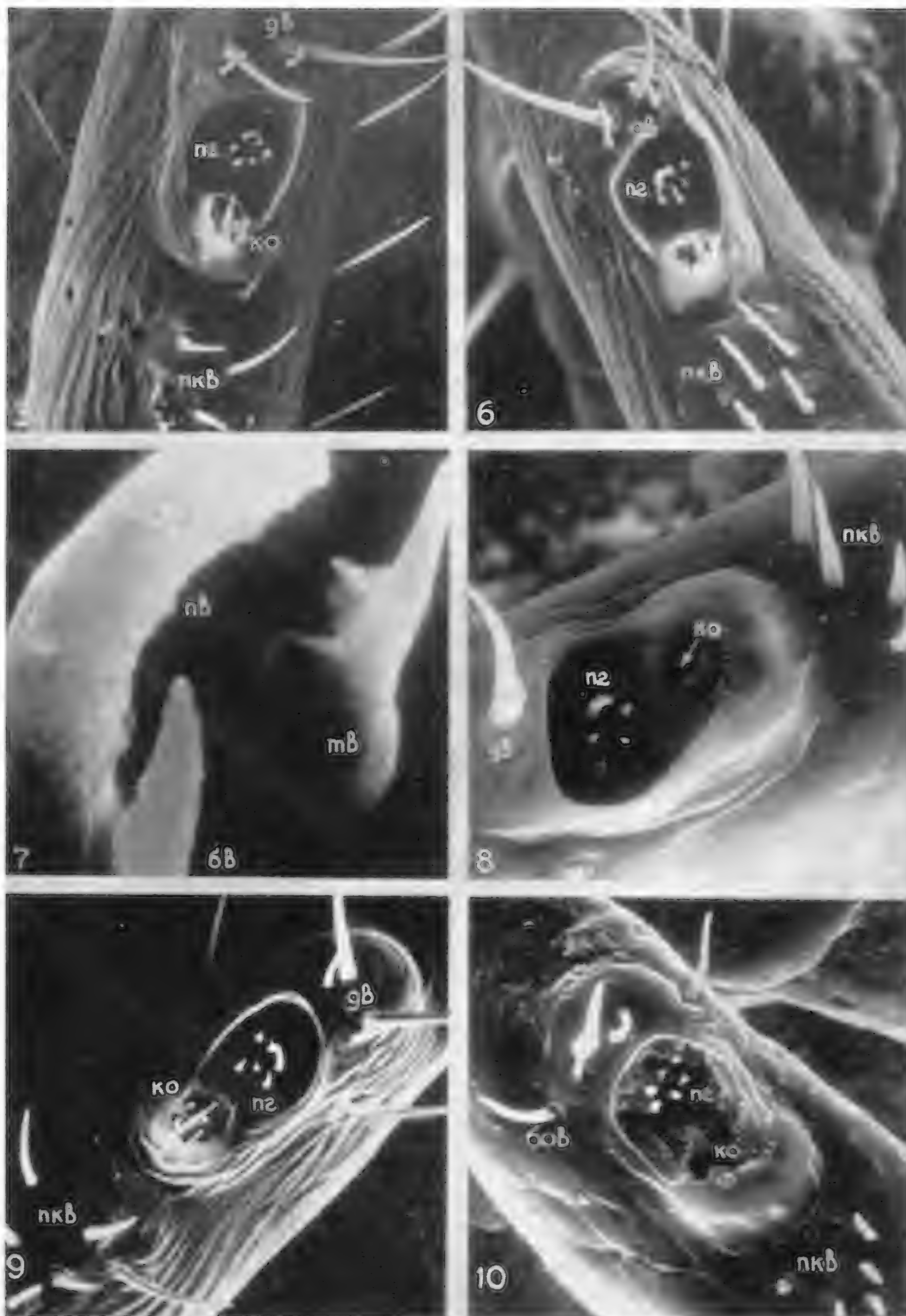


Рис. 5—10. Строение органа Галлера клещей подродов *Ixodes s. str.* и *Ixodiopsis.*

5 — самка *I. ricinus*, ×380; 6 — нимфа *I. ricinus*, ×600; 7 — участок передней группы сенсилл нимфы *I. ricinus*, ×11 000; 8 — личинка *I. ricinus*, ×1200; 9 — самка *I. redicorzevi*, ×400; 10 — самка *I. angustis*, ×660.

Обозначения те же, что на рис. 1—4.

К статье Ю. С. Балашова и С. А. Леоновича (стр. 29—36)

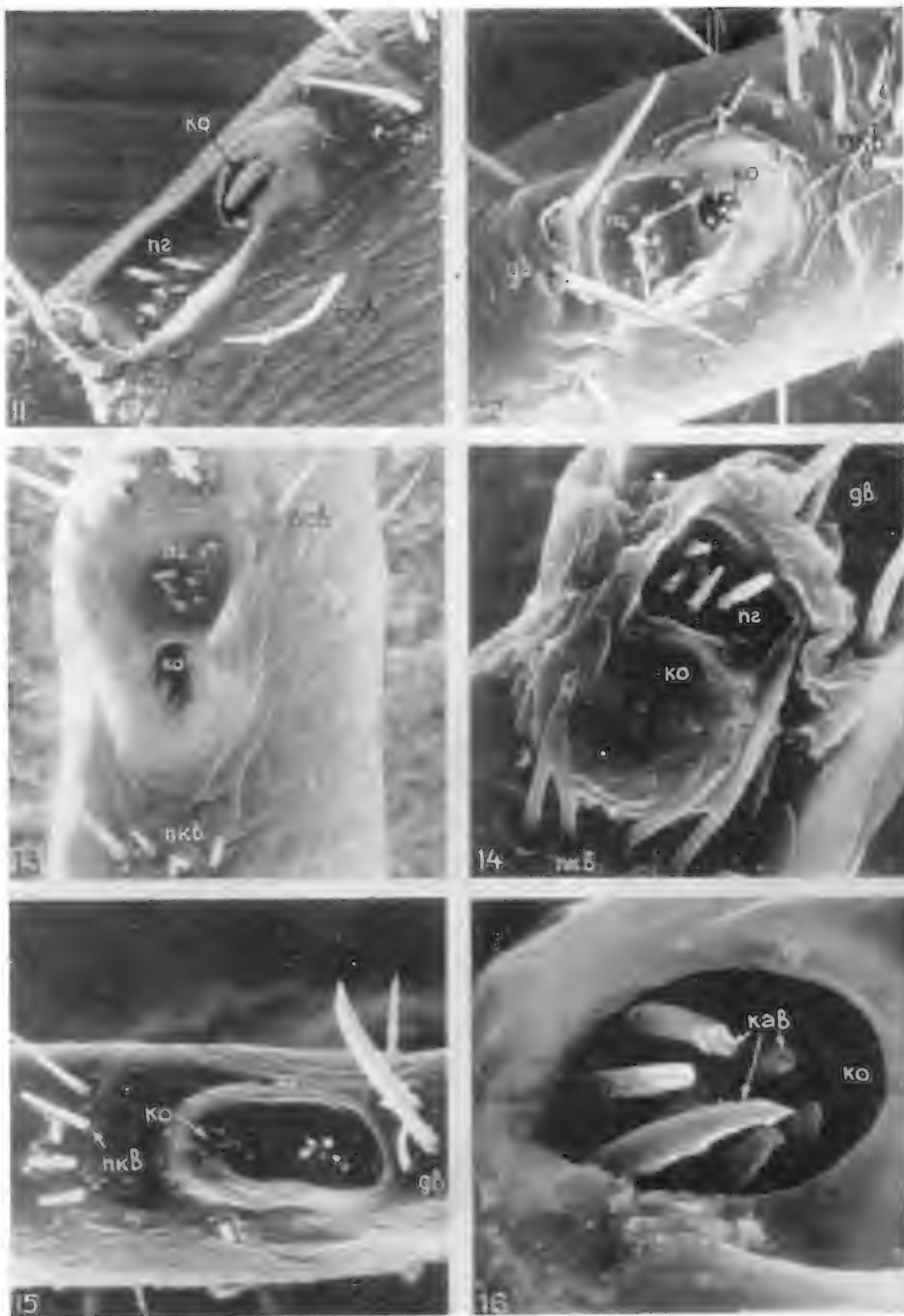


Рис. 11—16. Строение органа Галлера клещей подродов *Trichotoixodes*, *Partipalpiger*, *Pholeoixodes* и *Exopalpiger*.

11 — самка *I. frontalis*, ×500; 12 — *I. ovatus*, ×400; 13 — самка *I. lividus*, ×530; 14 — личинка *I. lividus*, ×1050; 15 — самец *I. trianguliceps*, ×780; 16 — капсулярное отверстие органа Галлера самки *I. trianguliceps*, ×3000.

кав — капсулярные волоски. Остальные обозначения те же, что на рис. 1—4.



Рис. 17—24. Орган Галлера *I. uriae (Ceratixodes)*.

17 — общий вид органа Галлера самца. ×1400; передняя группа сенсилл. ×1400; 19—23 — некоторые типы волосков передней группы сенсилл: 19 — первый пористый волосок. ×11 000. 20 — второй пористый волосок. ×7000. 21 — бороздчатый волосок. ×11 000. 22 — тонкий волосок. ×13 600. 23 — конический волосок. ×11 000; 24 — один из посткапсулярных волосков. ×8000. *к* — капсула. Остальные обозначения те же, что на рис. 1—16.

К статье Ю. С. Балашова и С. А. Леоновича (стр. 29—36)

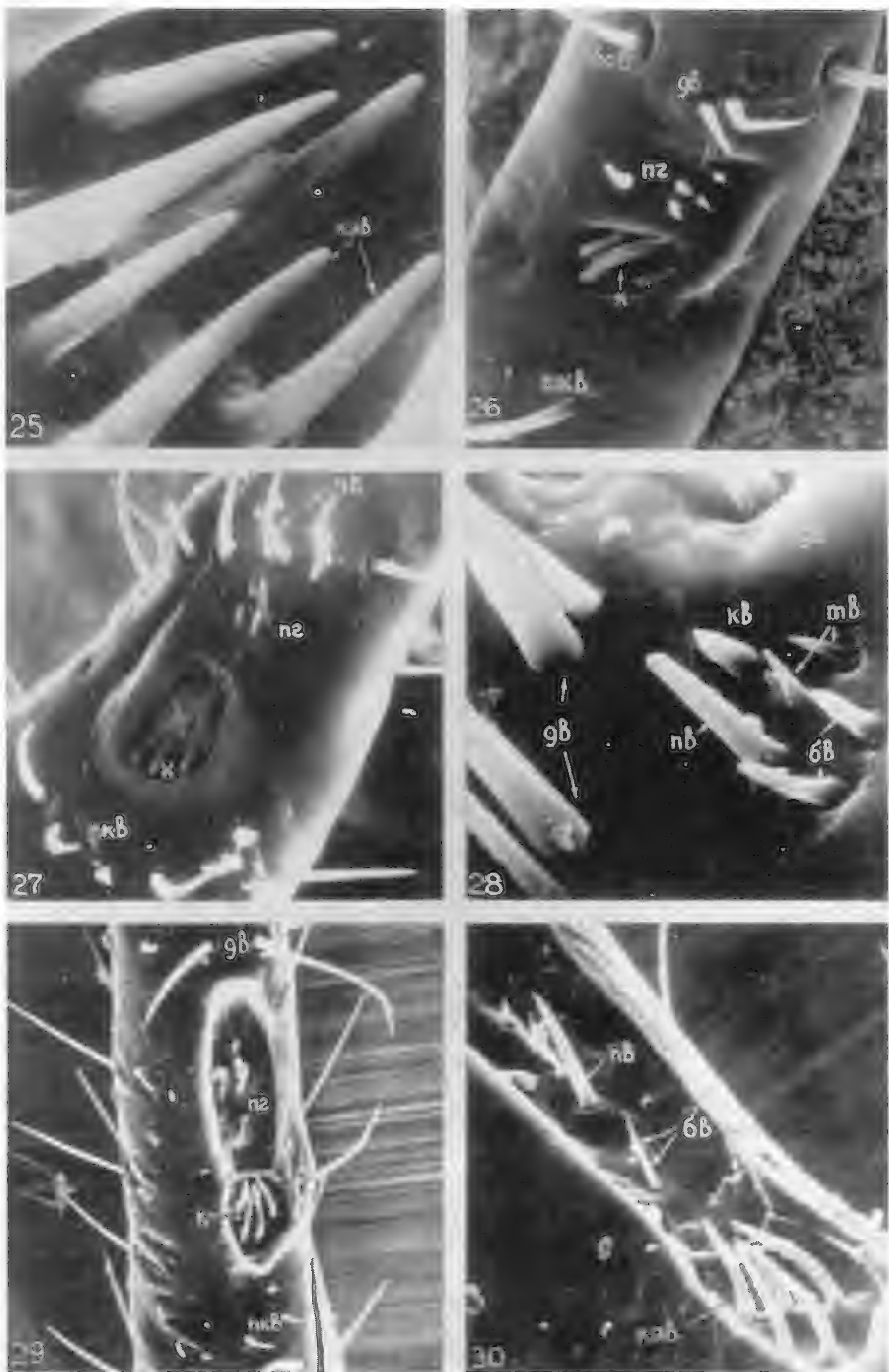


Рис. 25—30. Орган Галлера клещей подродов *Ceratixodes*, *Scaphixodes* и *Eschatocephalus*.

25 — капсула органа Галлера самки *I. uriae*, ×2200; 26 — личинка *I. uriae*, ×1100; 27 — самка *I. signatus*, ×400; 28 — передняя группа сенсилл самки *I. signatus*, ×1700; 29 — самка *I. vespertilionis*, ×170; 30 — основные отделы органа Галлера самки *I. vespertilionis*, ×800.
Обозначения те же, что на рис. 1—24.

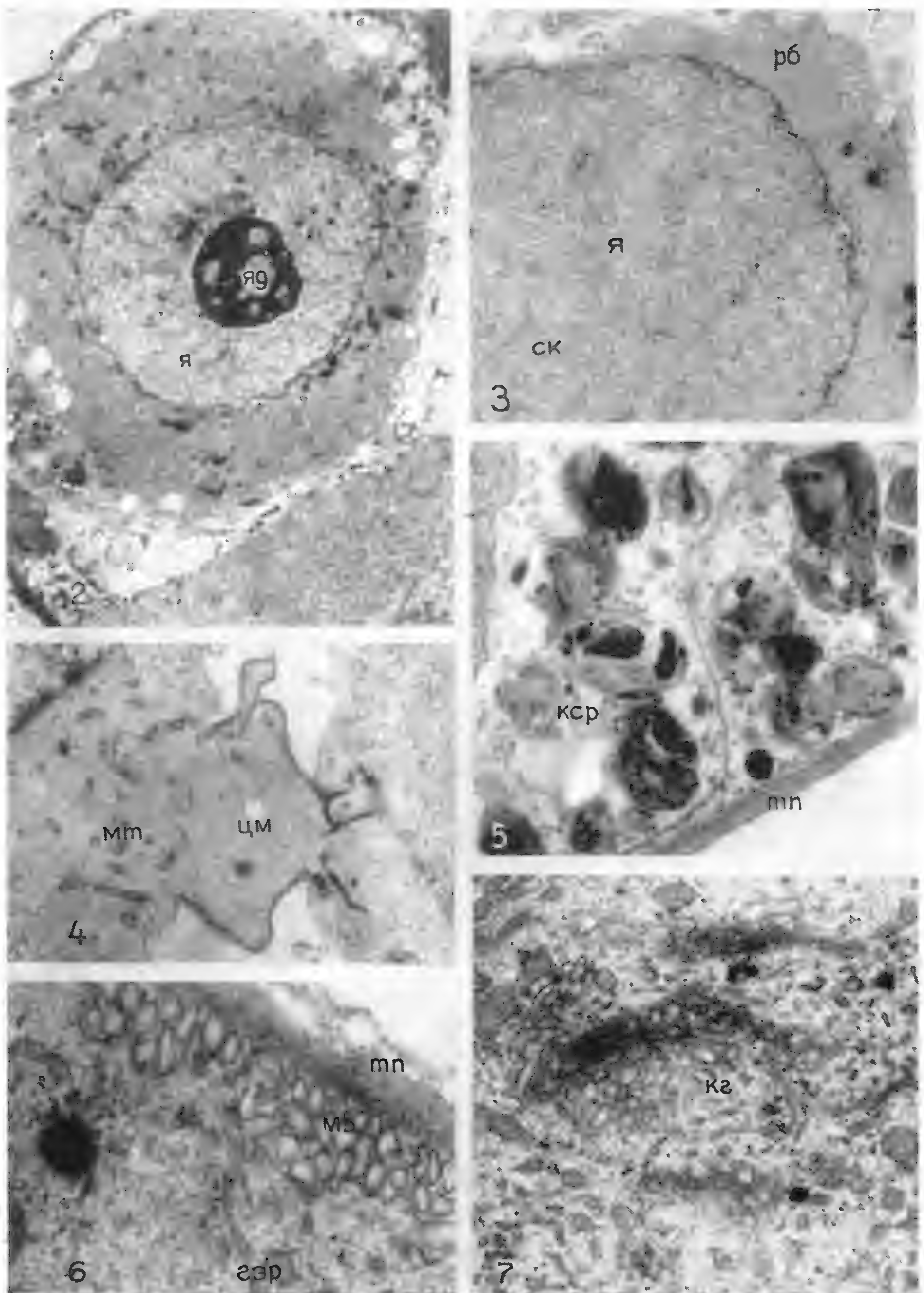


Рис. 2—7. Ультраструктура ооцитов *H. asiaticum* на ранних стадиях развития.

2 — ооцит в яичнике голодной самки, ×3000; 3 — ядро ооцита на стадии малого роста, ×10 000; 4 — цитоплазматический мостик между двумя ооцитами, ×20 000; 5 — интерстициальная клетка, заполненная колониями «симбиотических» риккетсий, в яичнике голодной самки, × 15 000; 6 — поверхность ооцита на стадии цитоплазматического роста; 3-и сутки питания, ×30 000; 7 — скопления комплексов Гольджи в цитоплазме того же ооцита, ×30 000.

гэр — гранулярный эндоплазматический ретикулум, *кг* — комплекс Гольджи, *кср* — колонии симбиотических риккетсий, *мв* — микроворсинки, *мт* — микротрубочки, *рб* — рибосомы, *ск* — синаптонемальный комплекс, *тп* — соединительнотканная оболочка яичника — tunica propria, *цм* — цитоплазматический мостик, *я* — ядро, *яд* — ядрышко.

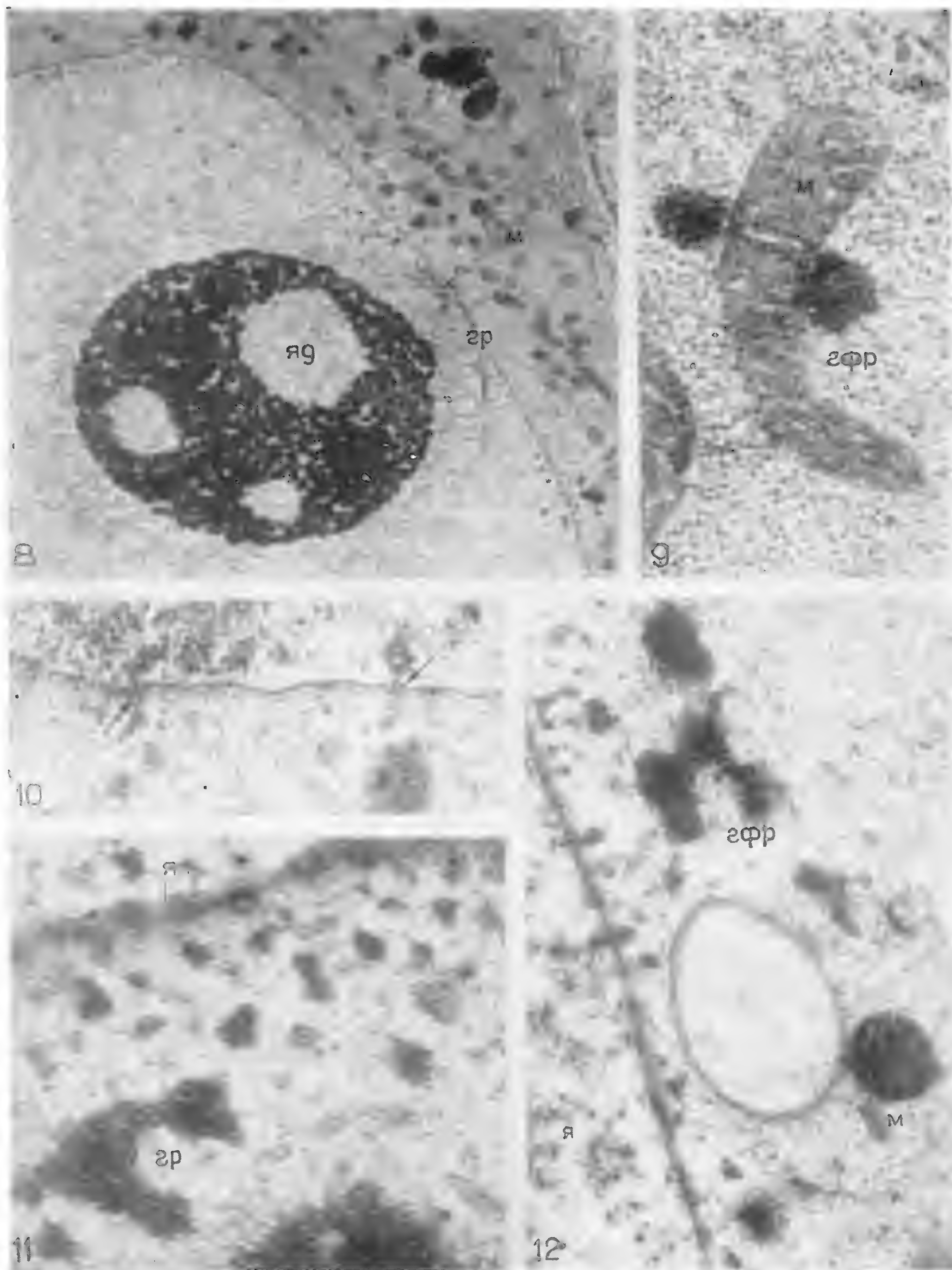


Рис. 8—12. Выведение ядерного материала из ядра ооцита в период большого роста.

8 — участок ядра на стадии цитоплазматического роста. ×10 000; 9 — митохондрия, контактирующая с двумя группами фибриллярно-гранулярного ядерного материала; начало цитоплазматического роста, ×80 000; 10 — выведение ядерного материала через поры (стрелки). ×60 000; 11 — формирование вокруг ядра скоплений гранулярного материала; конец цитоплазматического роста, ×60 000 12 — образование групп фибриллярно-гранулярного материала и пузырьков, отпочковывающихся от ядерной оболочки; начало вителлогенеза, ×50 000.

м — митохондрия, *гр* — гранулярные рибопротеины, *гфр* — гранулярно-фибриллярные рибопротеины, *я* — ядро, *яд* — ядрышко, *яп* — ядерные поры.

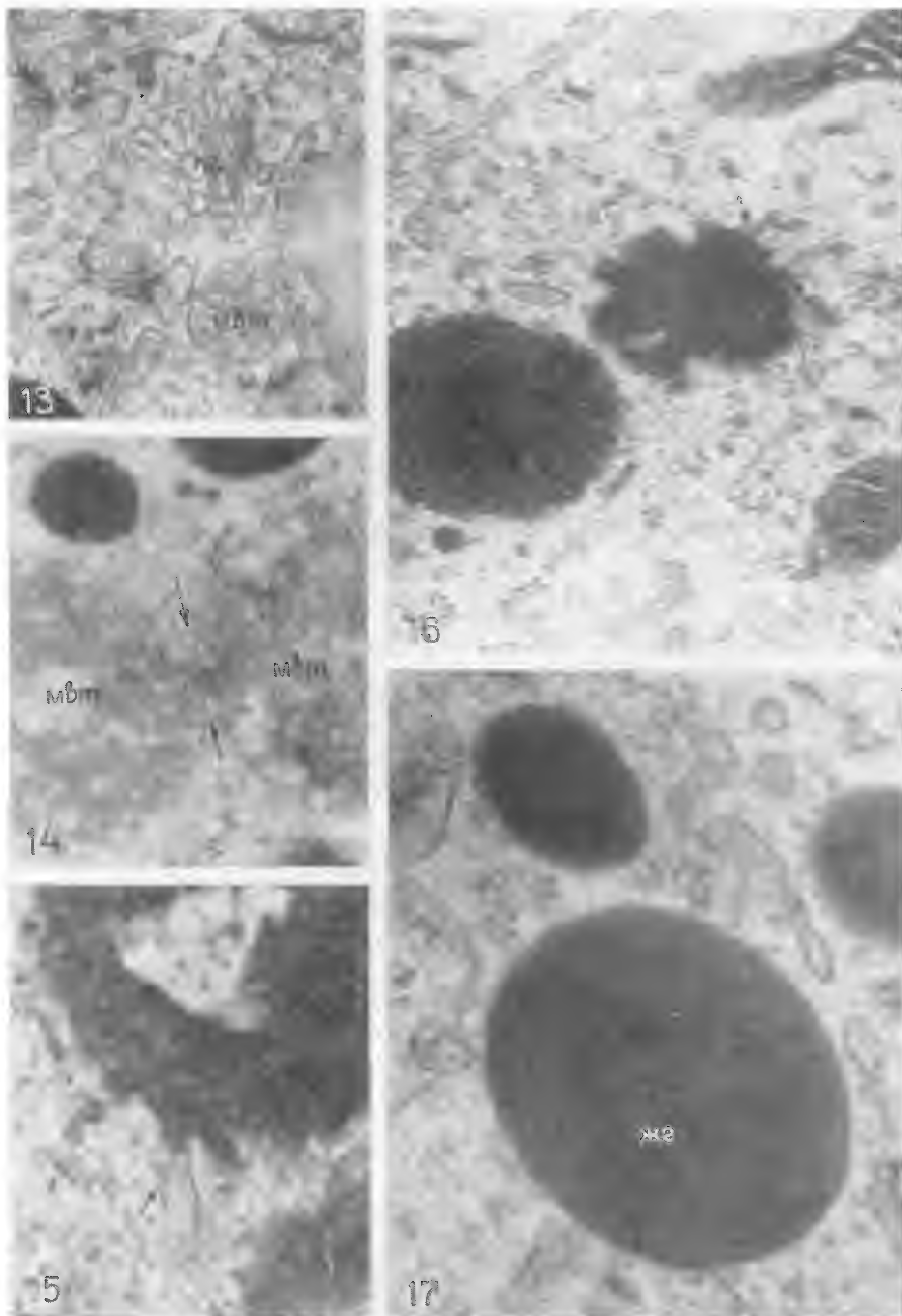


Рис. 13—17. Ультраструктура развивающегося ооцита *H. asiaticum*. Эндогенная фаза вителлогенеза.

13 — комплекс Гольджи с формирующимся мультивезикулярным телом, ×50 000; 14 — слияние двух мультивезикулярных тел; стрелки указывают на место слияния мембран, ×40 000; 15 — участок гранулы, связанной с цистерной гранулярного эндоплазматического ретикулума (стрелка), ×60 000; 16 — общий вид гранул, формирующихся в расширениях цистерн эндоплазматического ретикулума; стрелки указывают на связь с цистернами, ×40 000, 17 — желточная гранула поздней стадии созревания, ×60 000.

кг — комплекс Гольджи, *мвт* — мультивезикулярное тело, *жг* — желточная грану.

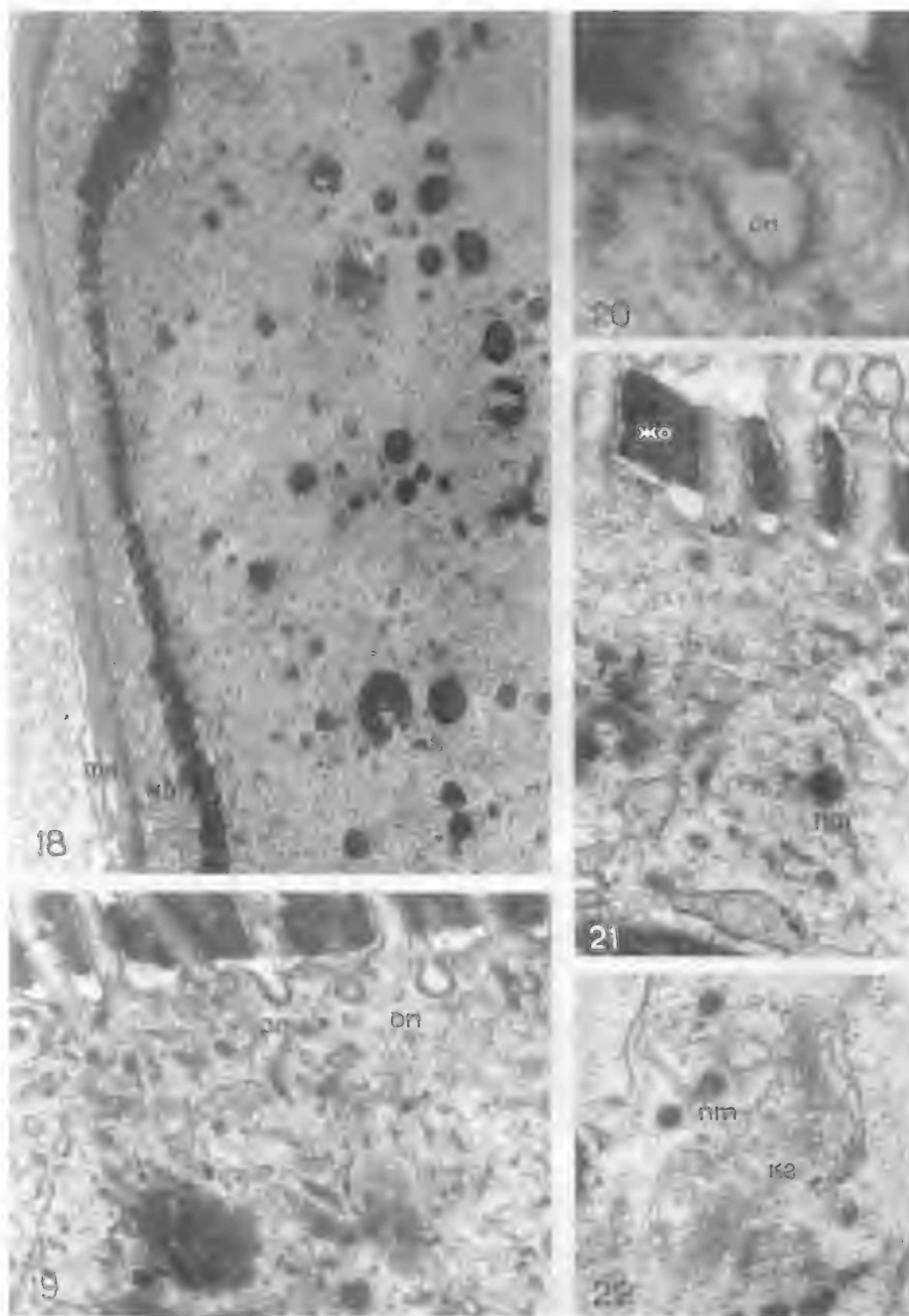


Рис. 18—22. Ультраструктура развивающегося ооцита *H. asiaticum*. Экзогенная фаза вителлогенеза; формирование желточной оболочки.

18 — участок ооцита, ×10 000; 19 — поверхность ооцита во время активного эндоцитоза; стрелки указывают на трубчатые выросты гранул, ×50 000; 20 — образующийся окаймленный пузырек; стрелки указывают на субъединицы примембранного слоя пузырька, ×120 000; 21 — формирование желточной оболочки, ×60 000; 22 — комплекс Гольджи с плотными тельцами, ×60 000.
жо — желточная оболочка, *оп* — окаймленный пузырек, *пт* — плотное тельце. Остальные обозначения те же, что на рис. 1—17.

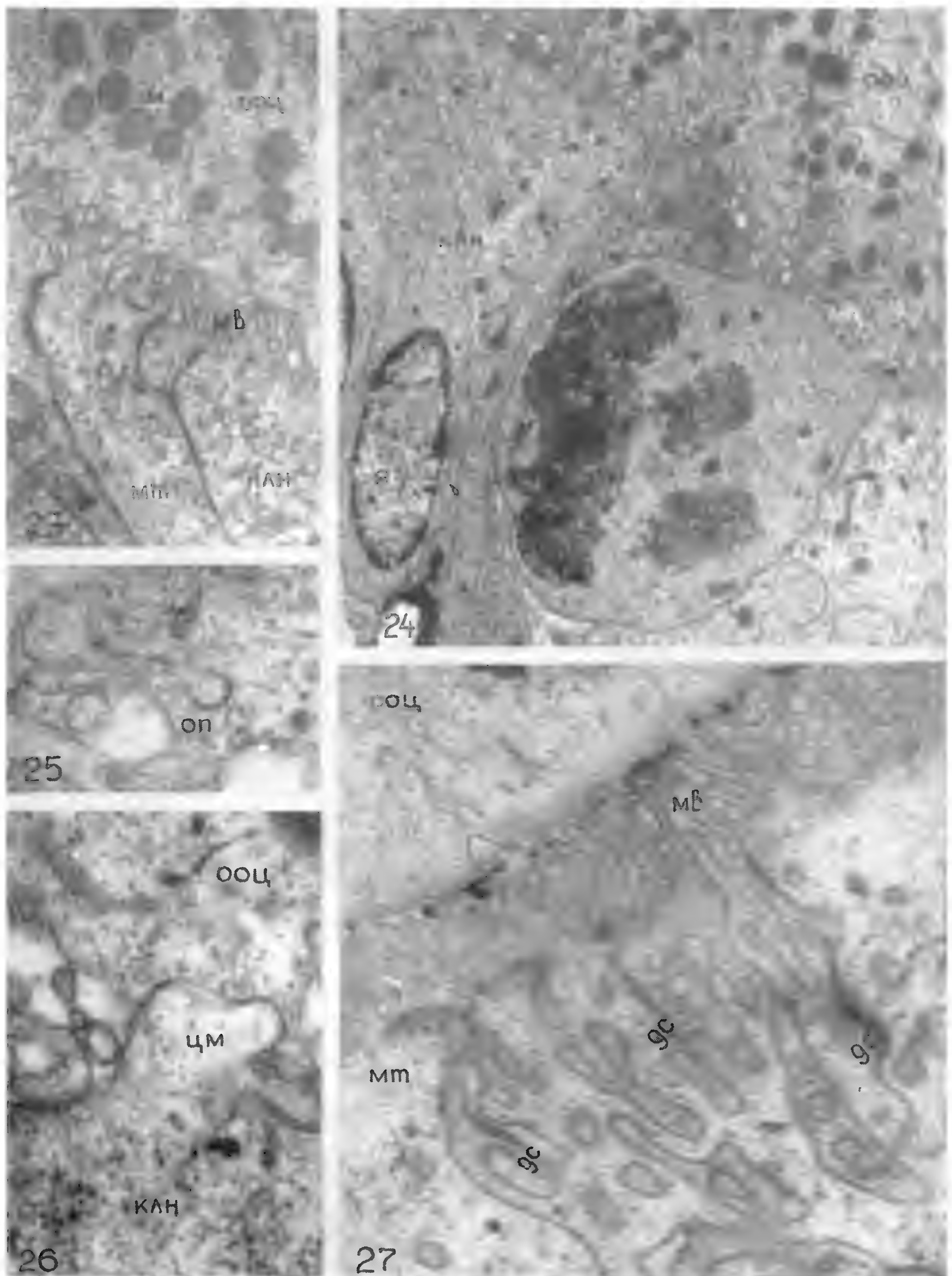


Рис. 23—27. Ультраструктура ножки в период большого роста ооцита *H. asiaticum.*

23 — контакт ооцита с клетками ножки в конце цитоплазматического роста, ×30 000; 24 — цилиндрические и грушевидные клетки ножки, ×10 000; 25 — окаймленный пузырек в зоне контакта ножки с ооцитами, ×60 000; 26 — цитоплазматический мостик между ооцитом и грушевидной клетной оболочки, ×35 000.

дс — десмосомоподобные структуры, *клн* — клетки ножки, *ооц* — ооцит.

Остальные обозначения те же, что на рис. 1—22.

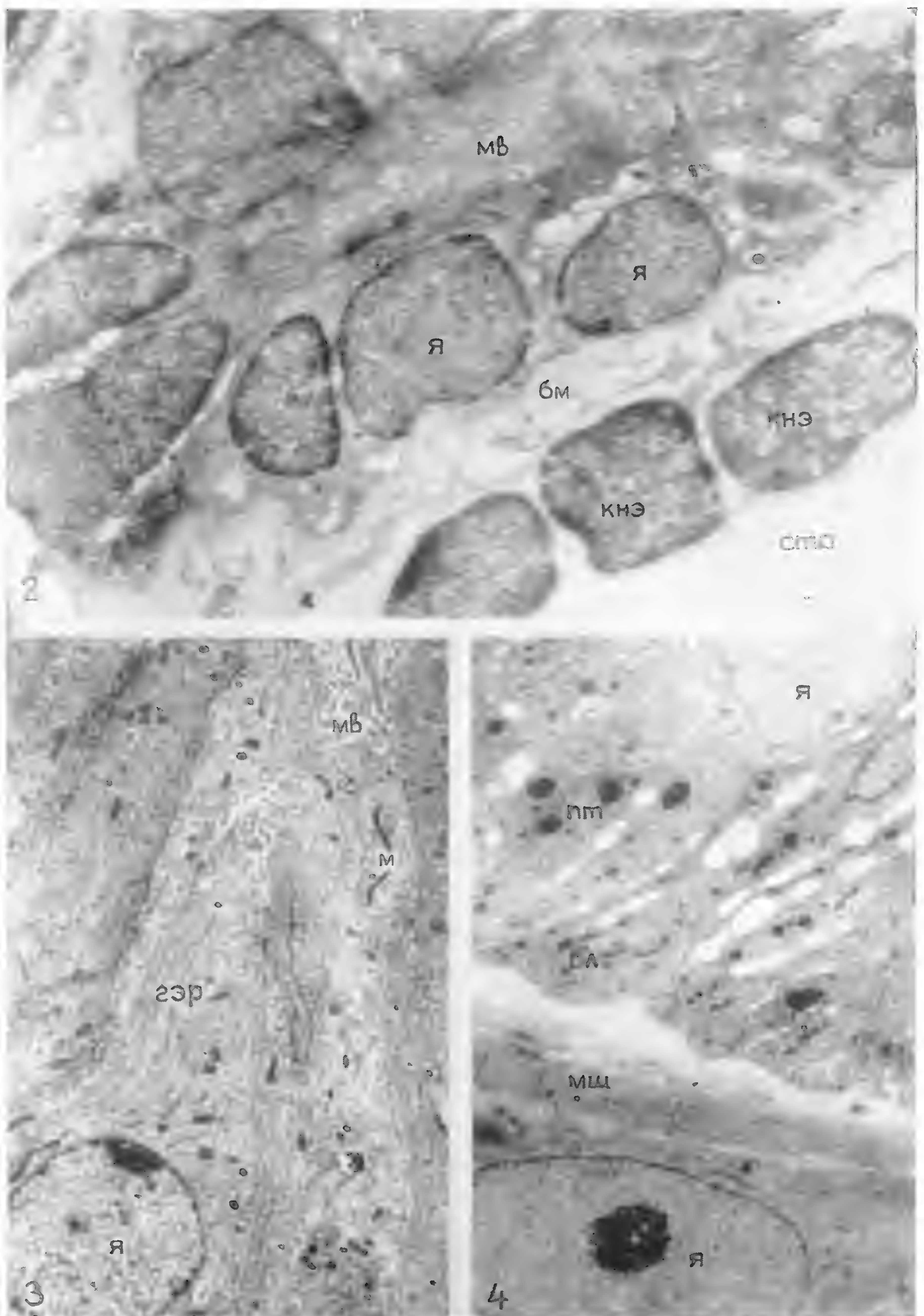


Рис. 2—4. Ультраструктура яйцевода самки *H. asiaticum*.

2 — поперечный срез через проксимальный участок яйцевода голодающей самки. ×9000; 3 — апикальная зона клеток дистального участка яйцевода самки в конце питания. ×9000; 4 — базальные зоны тех же клеток. ×9000.

бл — базальный лабиринт, *бм* — базальная мембрана, *гэр* — гранулярный эндоплазматический ретикулум, *кнэ* — клетки наружного эпителия, *м* — митохондрии, *мв* — микроворсинки, *мш* — мышечные волокна, *пт* — плотные тельца, *сто* — соединительнотканная оболочка, *я* — ядро.

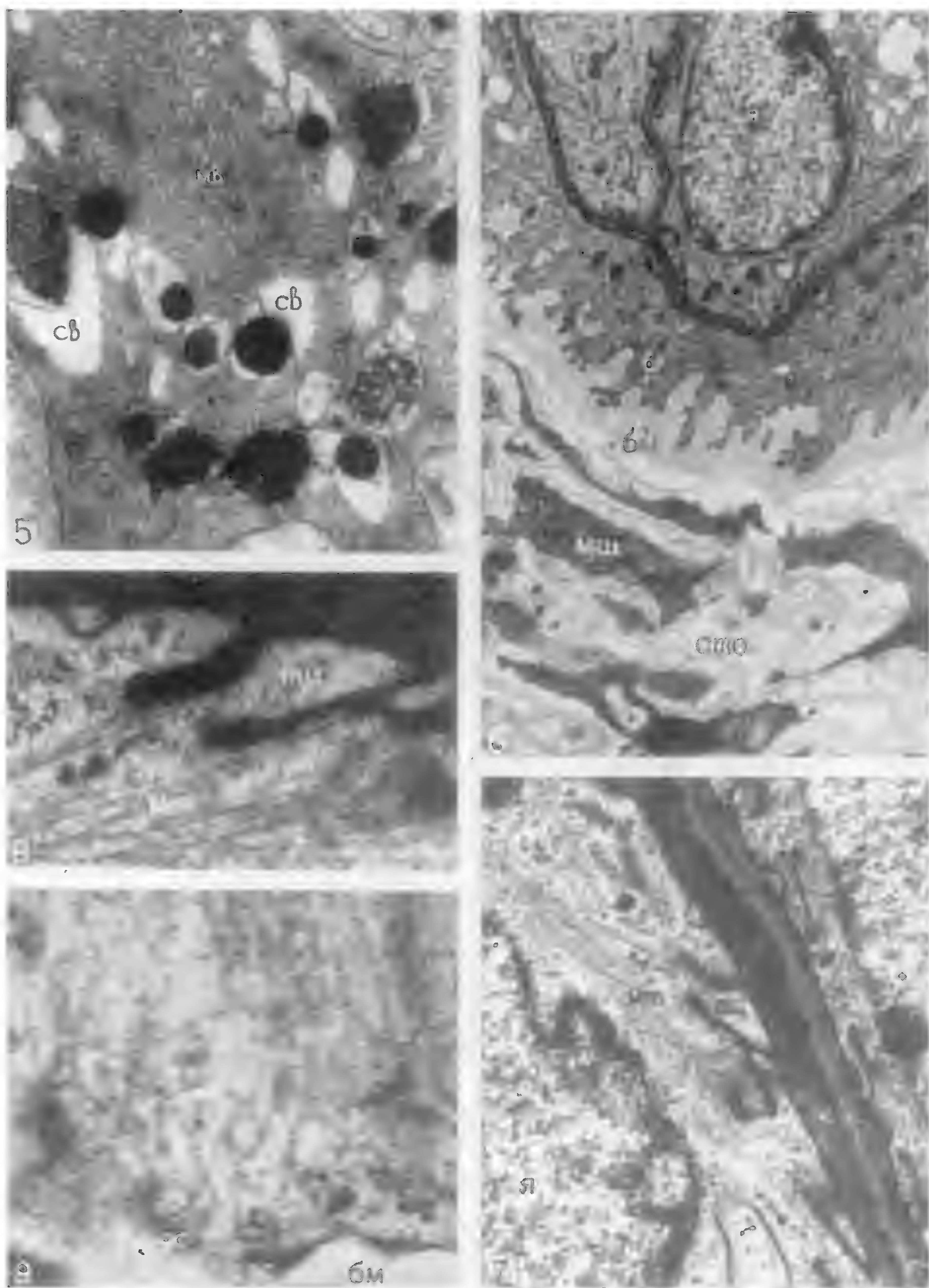


Рис. 5—9. Ультраструктура яйцевода и соединительной трубки.

5 — апикальная зона клетки дистального отдела яйцевода самки в период подготовки к яйцекладке, ×15 000; 6 — поперечный срез через соединительную трубку, ×8000; 7 — апикальная поверхность клетки соединительной трубки, ×25 000; 8 — прикрепление микротрубочек к трубчатым инвагинациям апикальной плазматической мембраны, ×50 000; 9 — прикрепление микротрубочек к полудесмосомам на базальной мембране, ×50 000.

дс — десмосомоподобные структуры, *к* — кутикула, *мт* — микротрубочки, *св* — секреторные включения, *прк* — прокутикула. *ти* — трубчатая инвагинация, *эпк* — эпикутикула. Остальные обозначения те же, что на рис. 2—4.

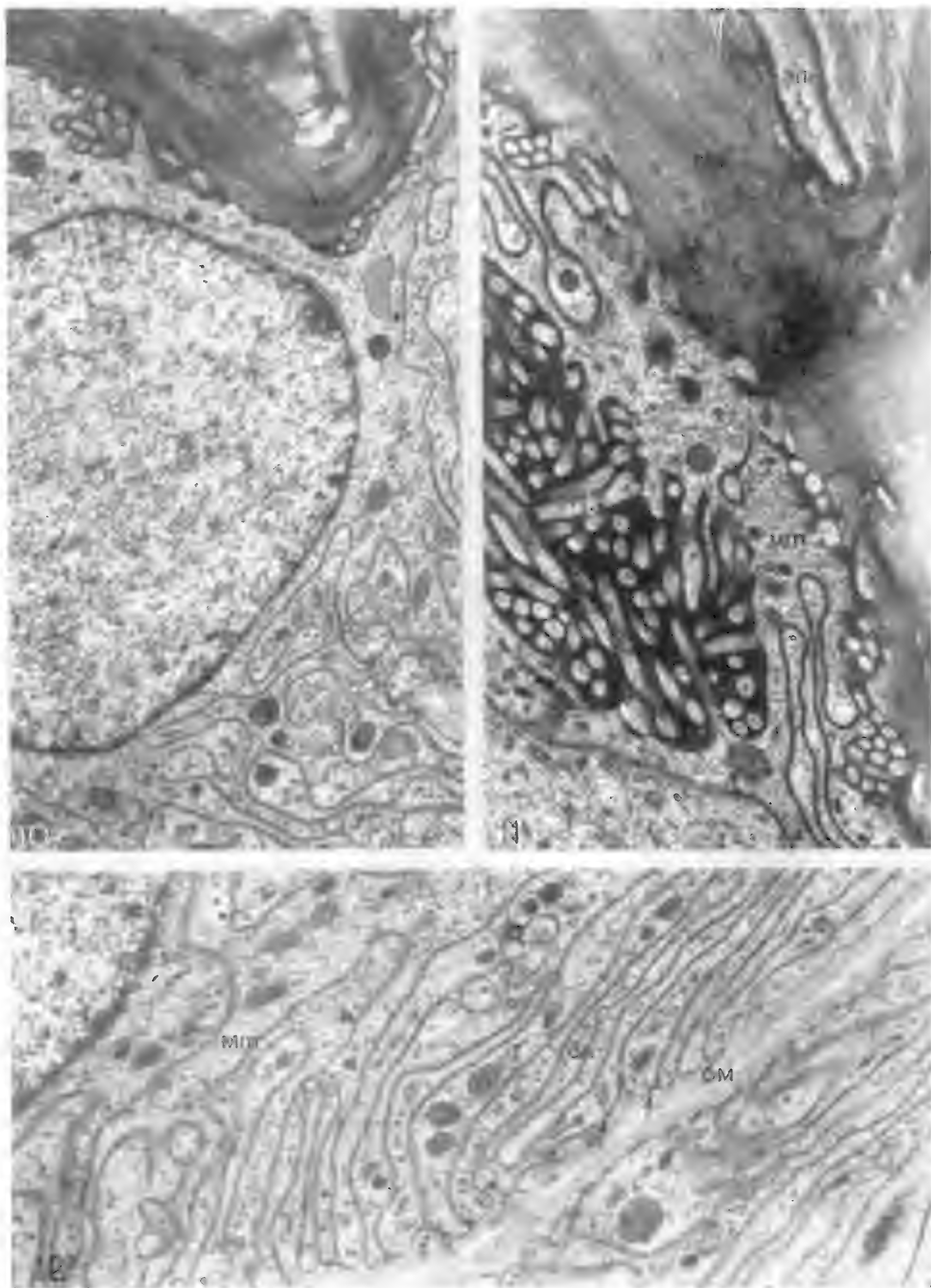


Рис. 10—12. Ультраструктура цервикального отдела влагалища.

10 — апикальная поверхность гиподермальной клетки, ×25 000; 11 — стенка цервикального отдела, ×20 000; 12 — базальная зона той же клетки, ×25 000.
Стрелки на рис. 12 указывают на уплотнения на базальной плазматической мембране. Обозначения те же, что на рис. 2—9.

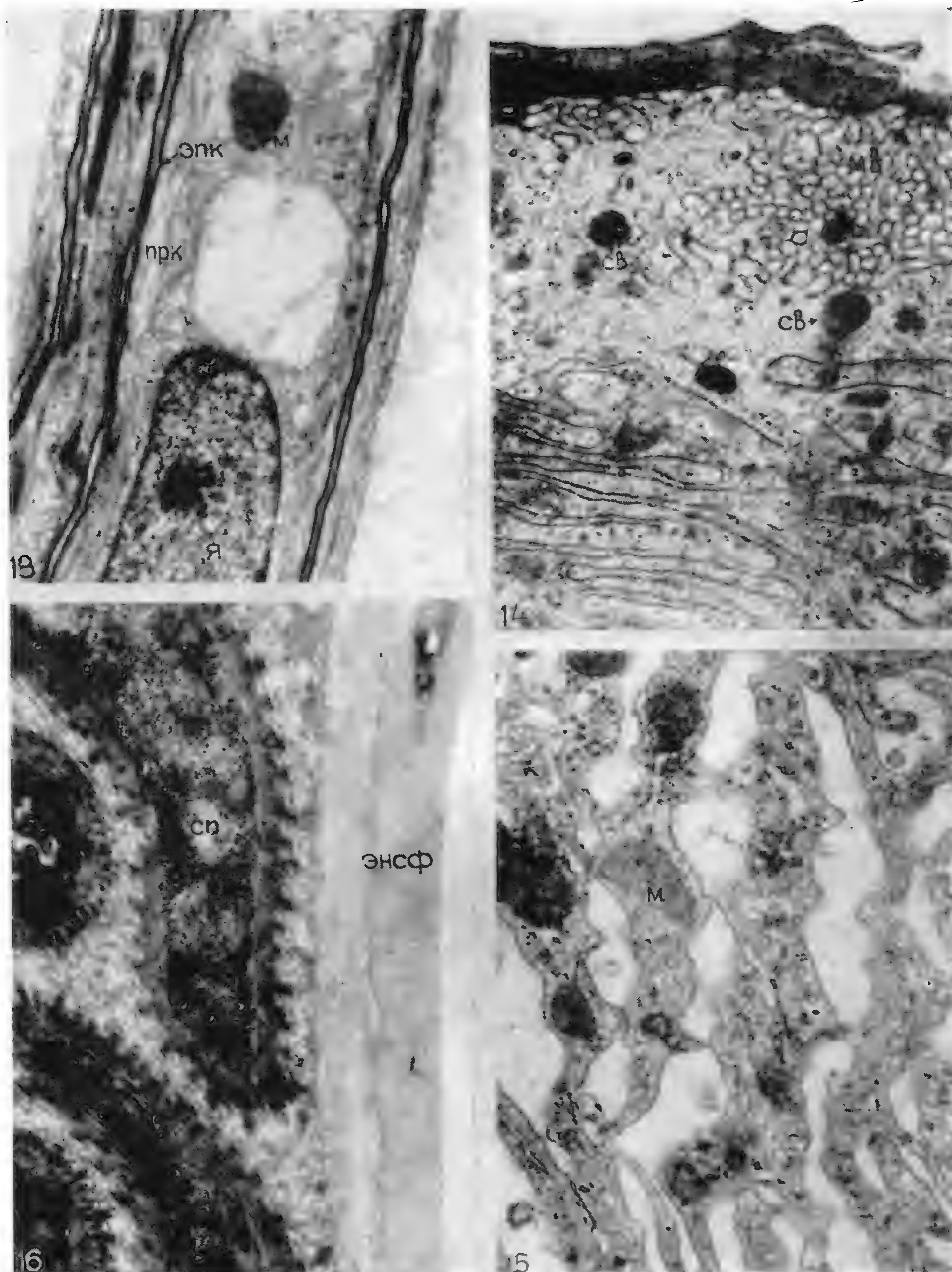


Рис. 13—16. Ультраструктура семеприемника.

13 — стенка семеприемника голодной самки, ×18 000; 14 — апикальная зона клеток семеприемника в период подготовки к яйцекладке, ×18 000; 15 — базальный лабиринт этой же клетки, ×30 000; 16 — эндосперматофор со спермиями, ×18 000.

сп — спермии, *энсф* — стенка эндосперматофора. Остальные обозначения те же, что на рис. 2—12.

К статье Ю. С. Балашова и А. С. Райхеля (стр. 47—54)

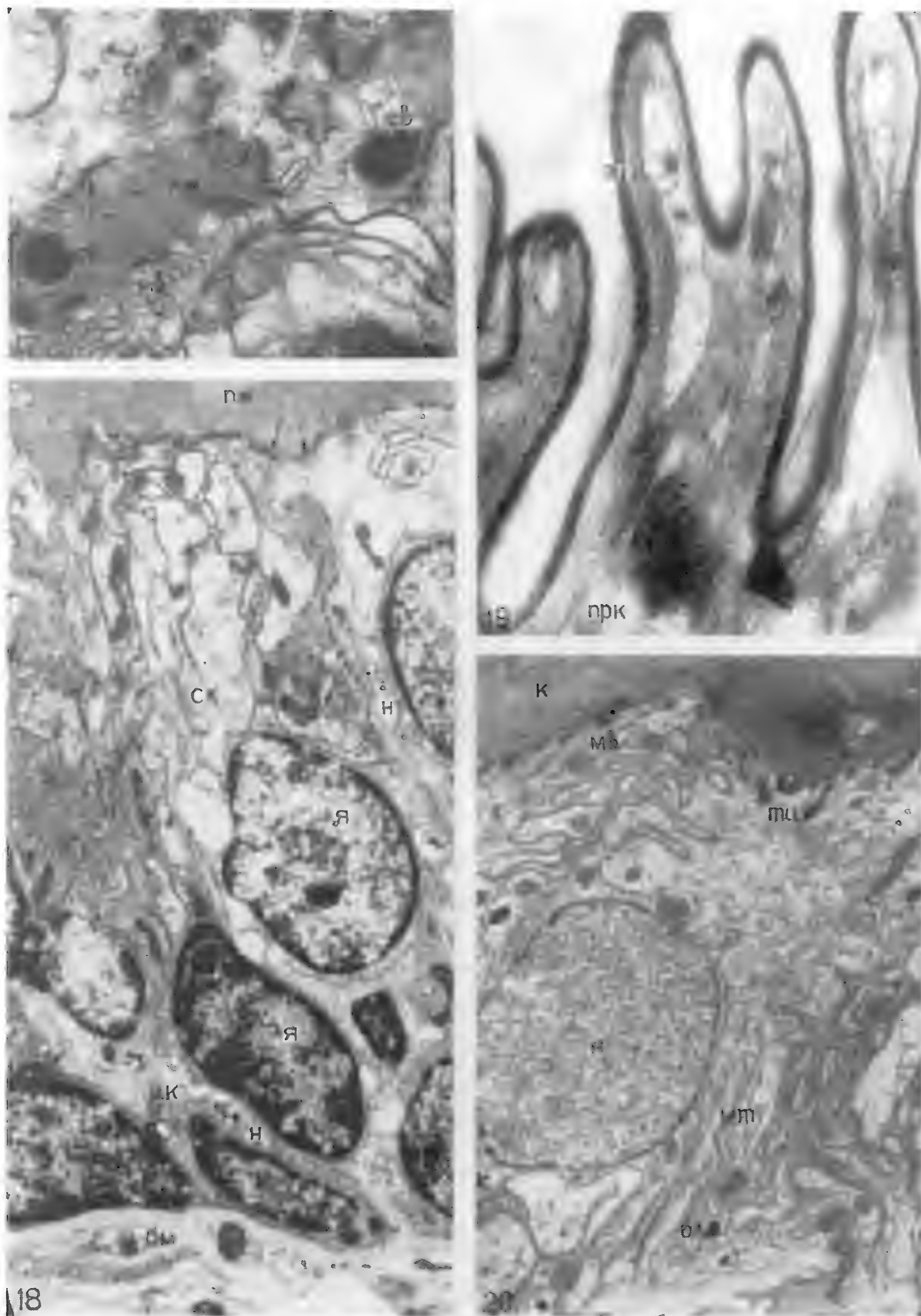


Рис. 17—20. Ультраструктура придаточной железы и вестибулярного отдела влагалища.

17 — апикальная поверхность клетки придаточной железы в период активного функционирования, ×35 000; 18 — поперечный срез через стенку придаточной железы на 4-е сутки питания, ×8000; 19 — складки кутикулы вестибулярного отдела, ×20 000; 20 — гиподермальная клетка вестибулярного отдела, ×8000.

н — нерв, *нк* — недифференцированная клетка, *ск* — секреторная клетка, *пж* — просвет железы. Остальные обозначения те же, что на рис. 2—16. Стрелки на рис. 17 и 18 указывают на секрет, покрывающий микроворсинки.

К статье С. Ю. Чайки (стр. 55—60)

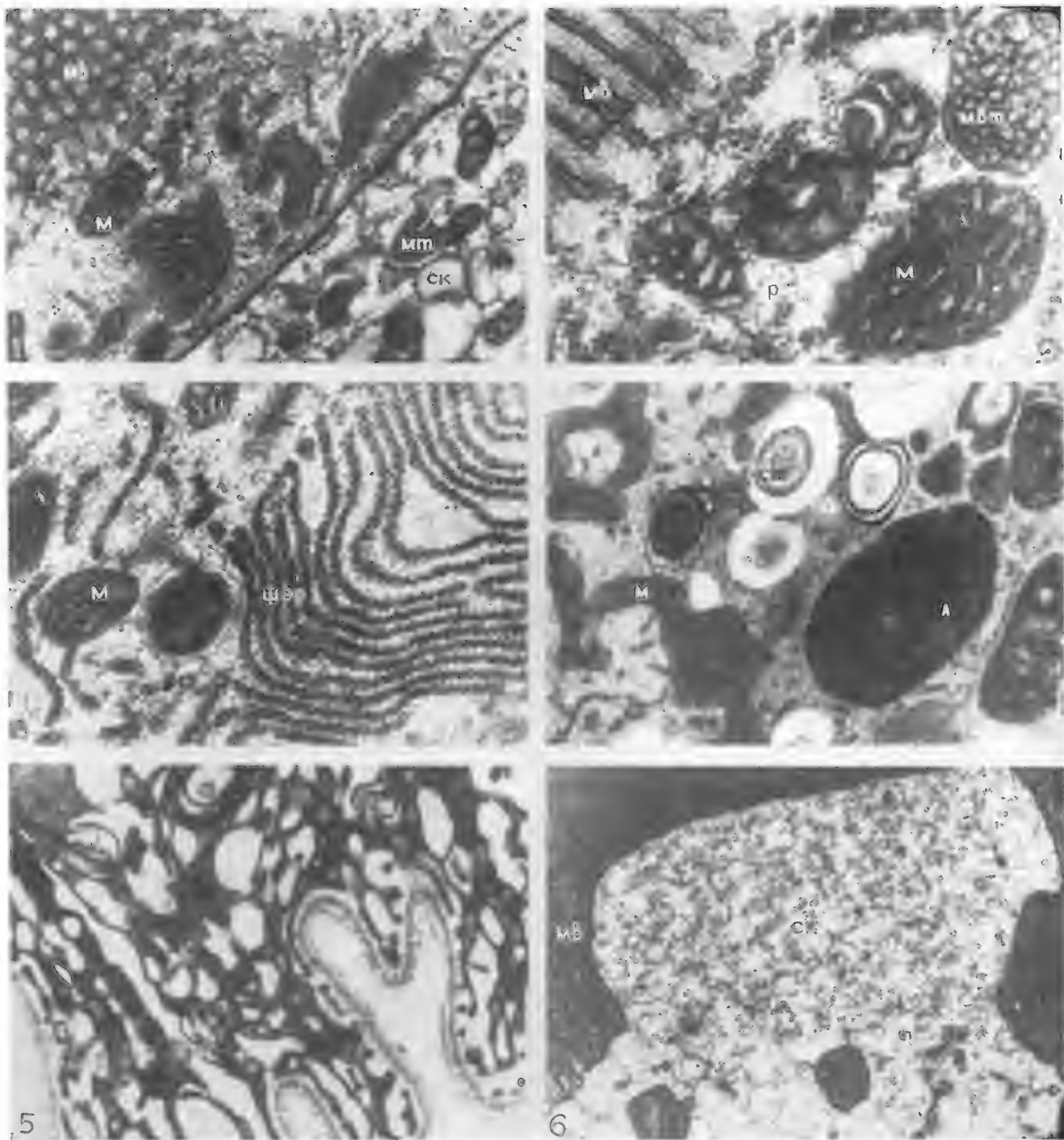


Рис. 1—6. Ультраструктура клеток эпителия средней крышки блохи *Xenopsylla conformis*.

1 — темная и светлая клетки эпителия, ×20 000; 2—4 — участки клеток эпителия средней кишки напитавшихся блох, 2 — ×40 000, 3 — ×25 000, 4 — ×15 000; 5 — базальный отдел клетки эпителия, ×15 000; 6 — светлая клетка эпителия, ×15 000.
бл — базальный лабиринт, *бп* — базальная пластинка, *л* — лизосомы, *м* — митохондрии, *мв* — микроворсинки, *мвт* — мультивезикулярное тело, *мт* — микротрубочки, *р* — рибосомы, *ск* — светлая клетка, *ст* — сферические тела, *тк* — темная клетка, *шэр* — шероховатый эндоплазматический ретикулум.

К статье С. Ю. Чайки (стр. 55—60)

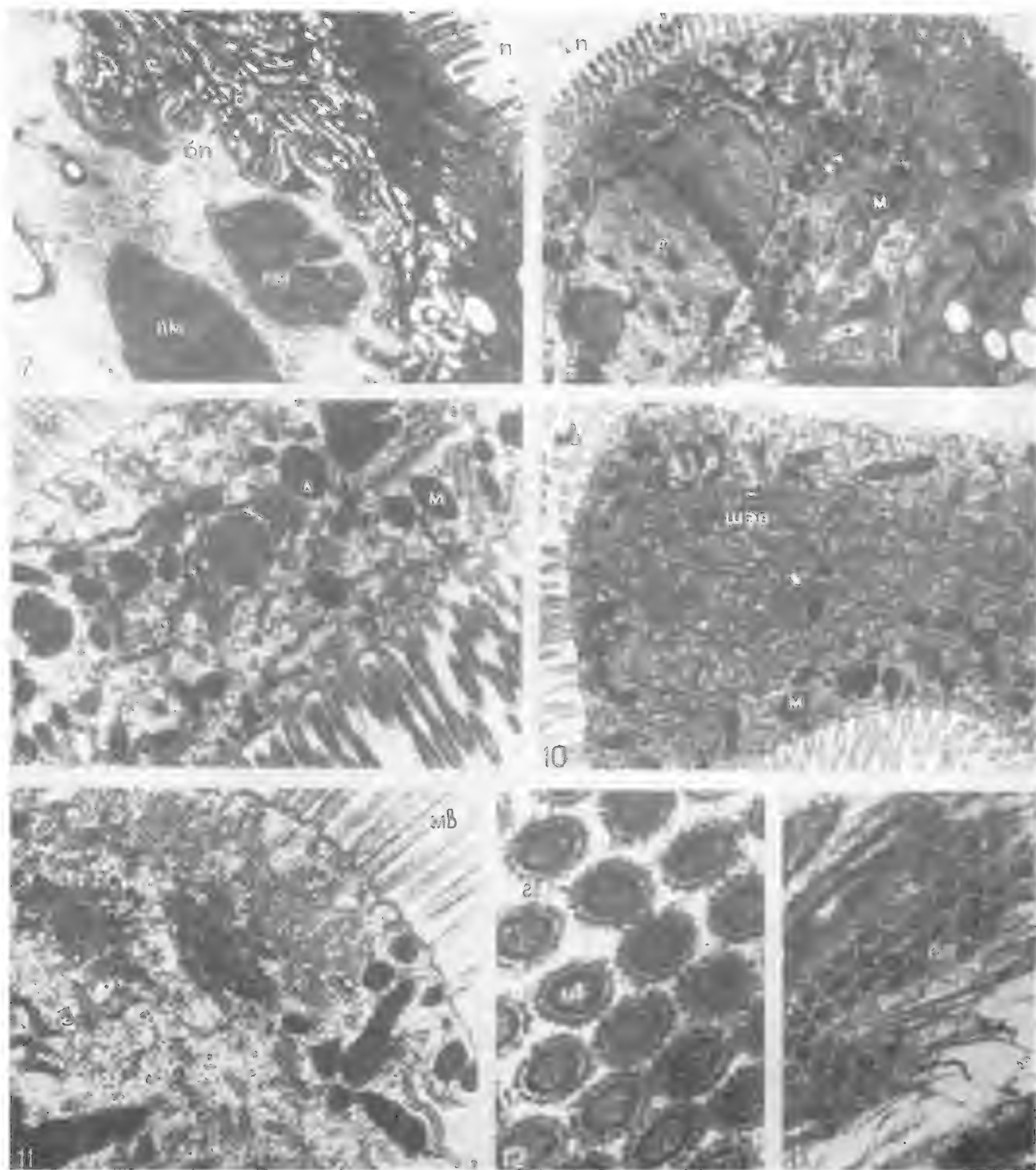


Рис. 7—13. Ультраструктура клеток средней кишки блохи *Ceratophyllus consimilis*.

7 — участок средней кишки, ×8000; 8 — вершина эпителиальной складки, ×8000; 9—11 — участки эпителиальных клеток, 9 — ×20 000, 10 — ×10 000, 11 — ×25 000; 12 — поперечный срез через микроворсинки клеток, ×60 000; 13 — базальная пластинка, ×30 000.
аг — аппарат Гольджи, *гг* — гранулы гликокаликса, *к* — нити коллагена, *п* — полость средней кишки, *пм* — пучки мышц, *я* — ядро. Остальные обозначения те же, что на рис. 1—6.

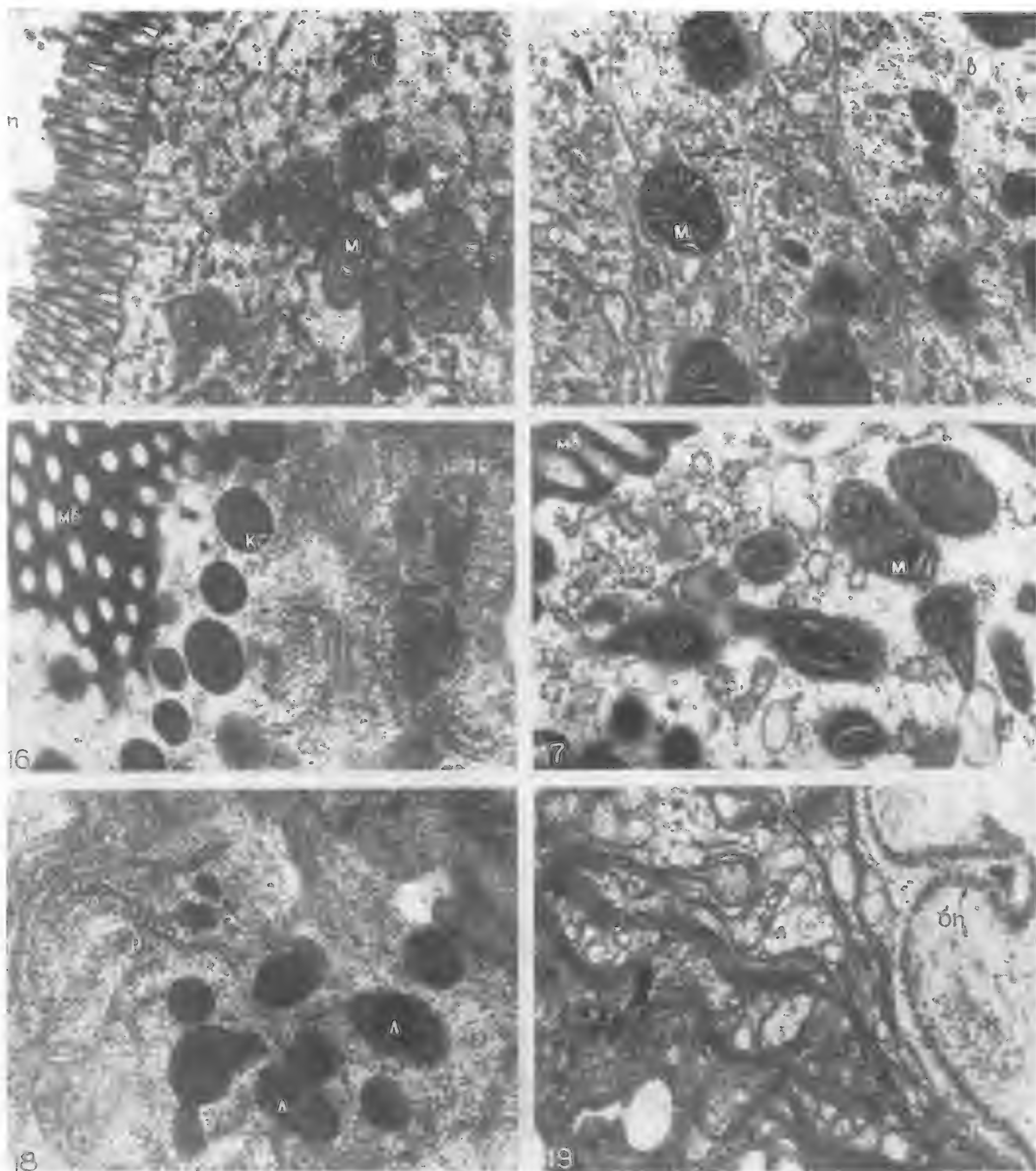


Рис. 14—19. Ультраструктура клеток средней кишки блохи *Ctenophthalmus orientalis*.

14, 15 — участки клеток средней кишки голодных блох, 14 — ×15 000, 15 — ×20 000; 16—18 — участки клеток средней кишки напитавшихся блох, 16 — 30 000, 17 — 30 000, 18 — 25 000; 19 — базальный отдел клетки средней кишки, ×25 000.

в — вакуоль, *шэр* — шероховатый эндоплазматический ретикулум, *кс* — капли секрета, *пз* — пузырьки. Остальные обозначения те же, что на рис. 1—13.

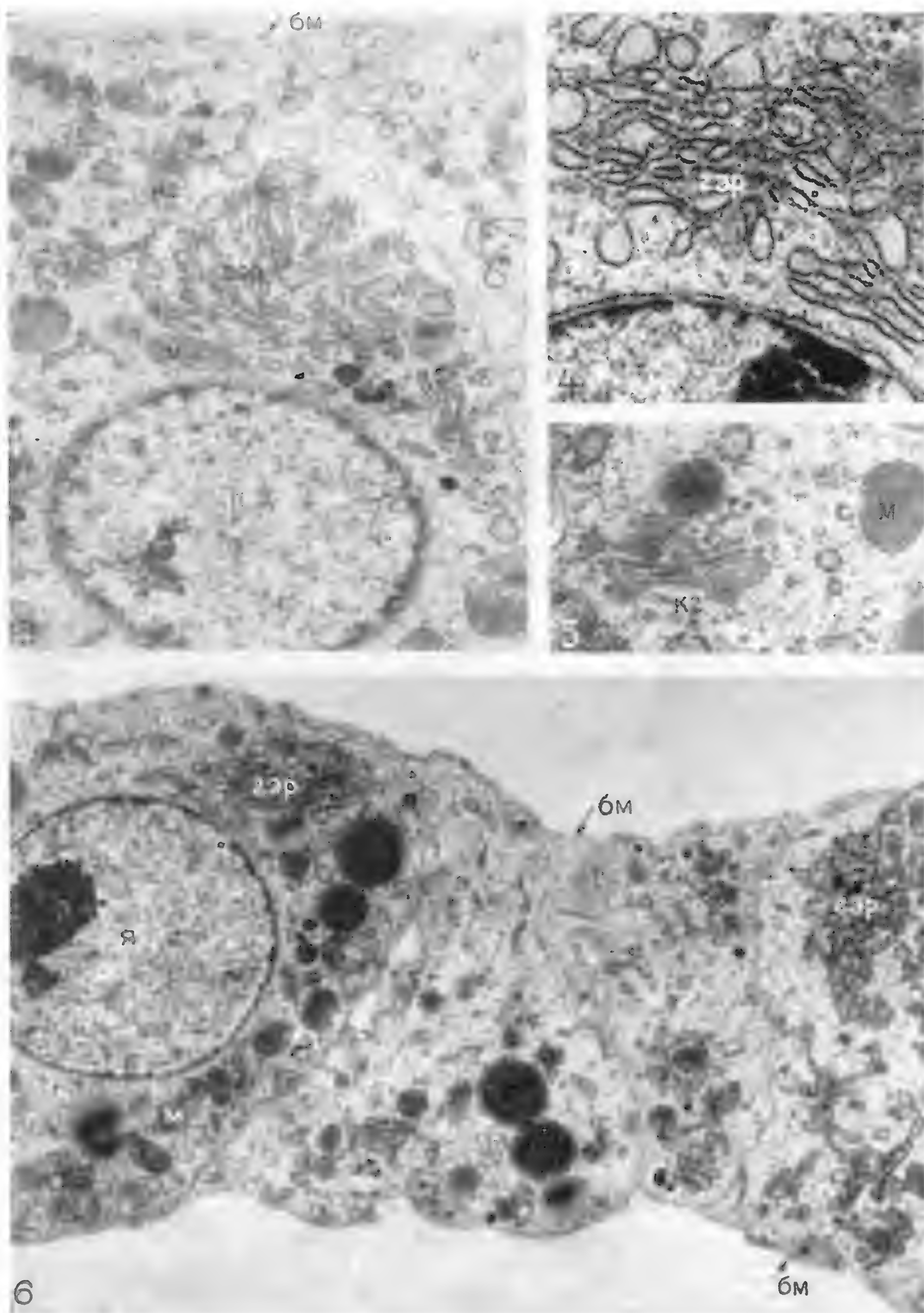


Рис. 3—6. Жировое тело в период питания и в период подготовки к линьке.

3 — клетка жирового тела в период питания (клетка I типа), ×12 000; 4 — гранулярный эндоплазматический ретикулум в клетке I типа, ×30 000; 5 — комплекс Гольджи в клетке I типа в период питания, ×30 000; 6 — жировое тело нимфы, недавно закончившей питание, ×8000. *бм* — базальная мембрана, *гэр* — гранулярный эндоплазматический ретикулум, *кг* — комплекс Гольджи, *лв* — липидные включения, *м* — митохондрия, *я* — ядро.

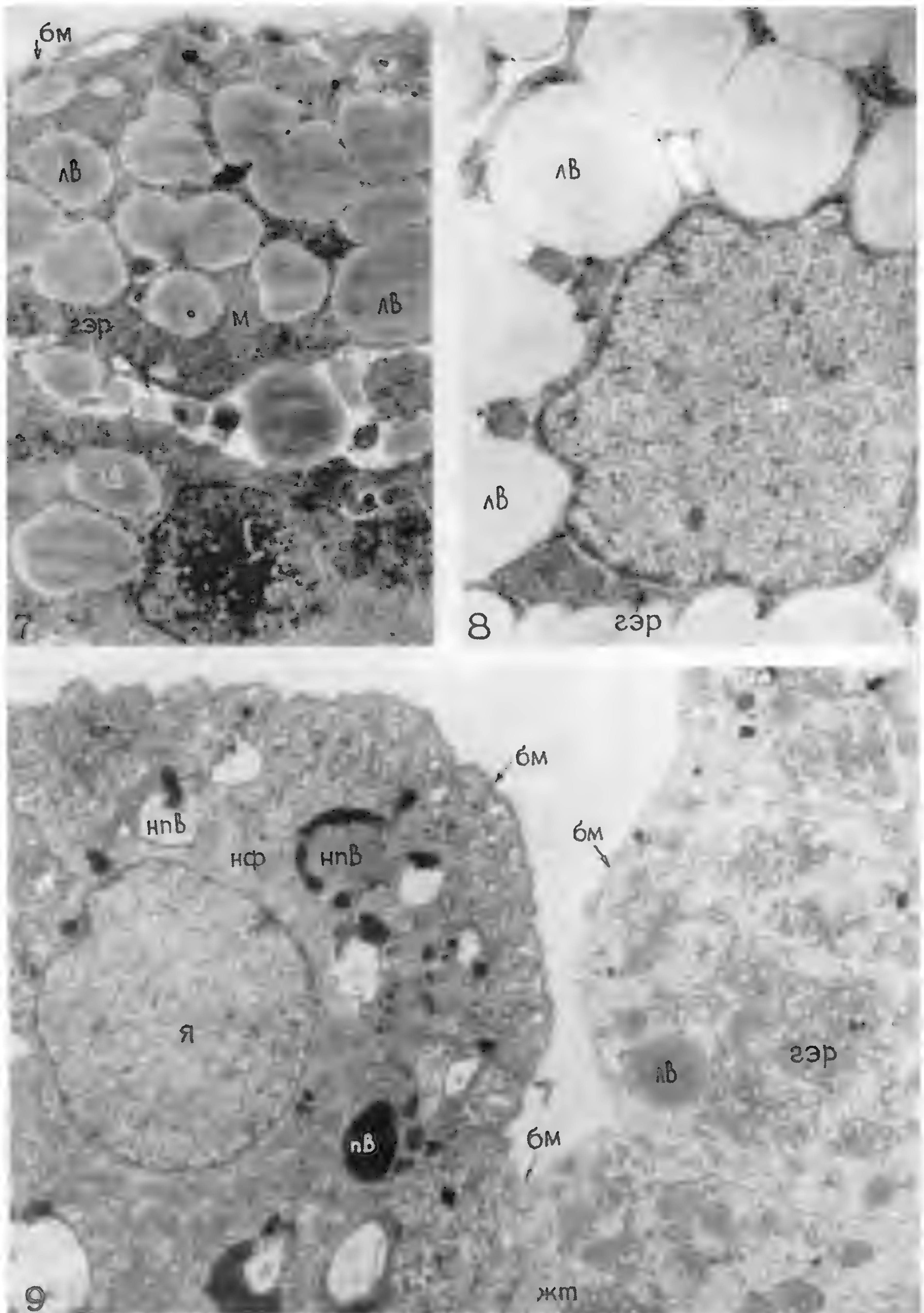


Рис. 7—9. Жировое тело в различные периоды физиологической активности.

7 — клетки II типа жирового тела в начале периода линьки, ×9000; 8 — клетки II типа жирового тела в конце периода линьки, ×11 000; 9 — нефроцит (клетка III типа жирового тела) в период питания, ×10 000.

бм — базальная мембрана, *гэр* — гранулярный эндоплазматический ретикулум, *жт* — клетки (I и II типов) жирового тела, *лв* — липидные включения, *нф* — нефроцит, *нпв* — вакуоли с содержимым низкой электронной плотности, *оп* — окаймленные пузырьки.

К статье Л. И. Амосовой (стр. 61—69)

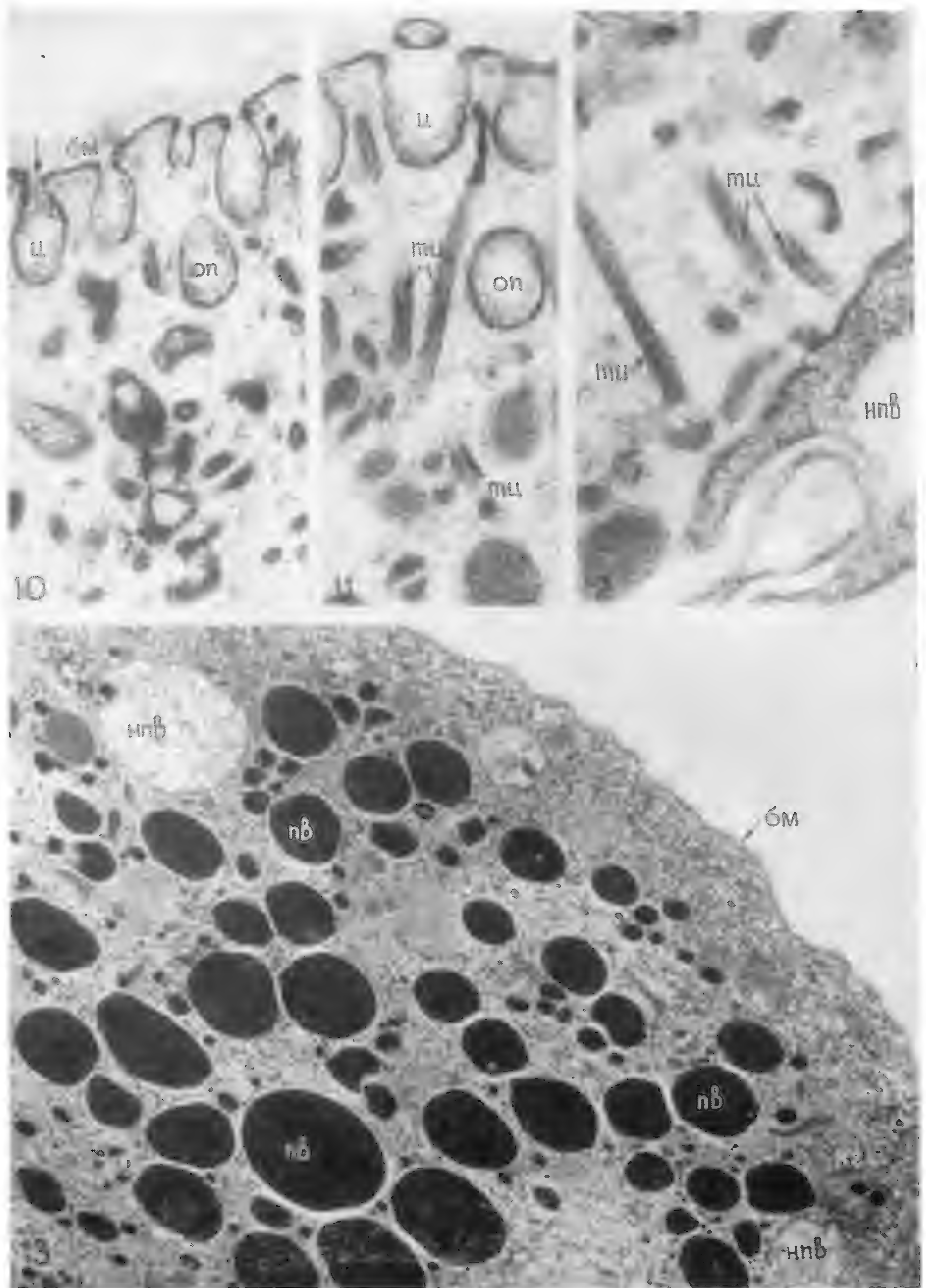


Рис. 10—13. Клетки III типа (нефроциты) жирового тела.

10 — инвагинации (*и*) поверхностной мембраны и окаймленные пузырьки (*оп*) в периферической цитоплазме нефроцита (стрелками обозначены десмосомоподобные структуры), ×60 000; 11 — трубчатые структуры, или инвагинации (*ти*), в периферической цитоплазме нефроцита, ×70 000; 12 — соединение трубчатых структур (*ти*) с вакуолями с содержимым низкой электронной плотности (*нпв*), ×70 000; 13 — клетки III типа в период подготовки к линьке, ×8000.
бм — базальная мембрана, *кг* — комплекс Гольджи, *пв* — вакуоли с электронноплотным содержимым.

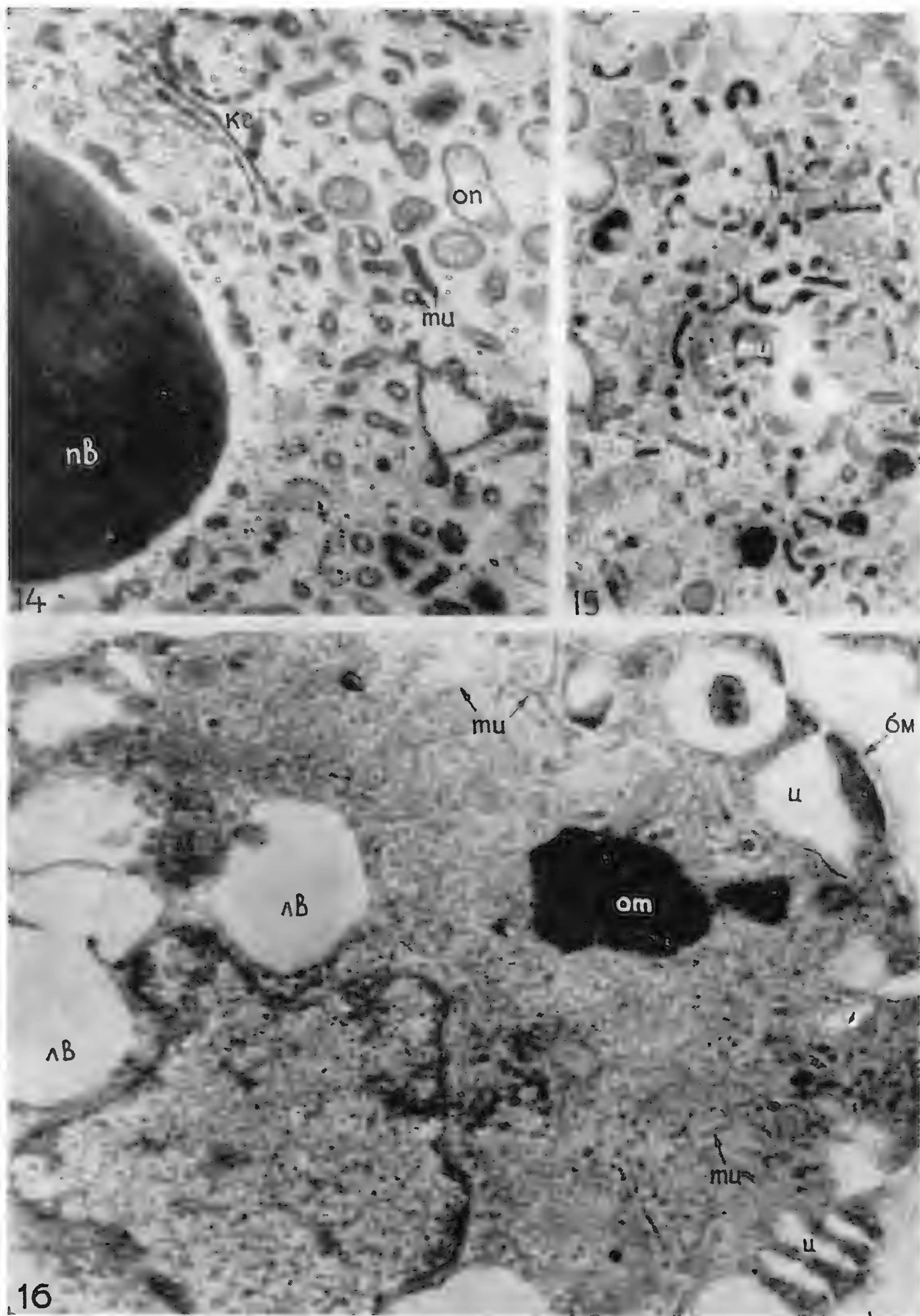


Рис. 14—16. Клетки III типа (нефроциты) жирового тела.

14 — комплекс Гольджи в цитоплазме нефроцита, ×50 000; 15 — трубки с электронноплотным содержимым (пт) в цитоплазме нефроцита, ×45 000; 16 — клетка III типа в конце периода линьки, ×20 000.

бм — базальная мембрана, *и* — инвагинации поверхностной мембраны, *кг* — комплекс Гольджи, *лв* — липидные включения, *нпв* — вакуоли с содержимым низкой электронной плотности, *оп* — окаймленные пузырьки, *от* — остаточные тела, *пв* — вакуоли с электронноплотным содержимым, *ти* — трубчатые структуры, или инвагинации, *я* — ядро.

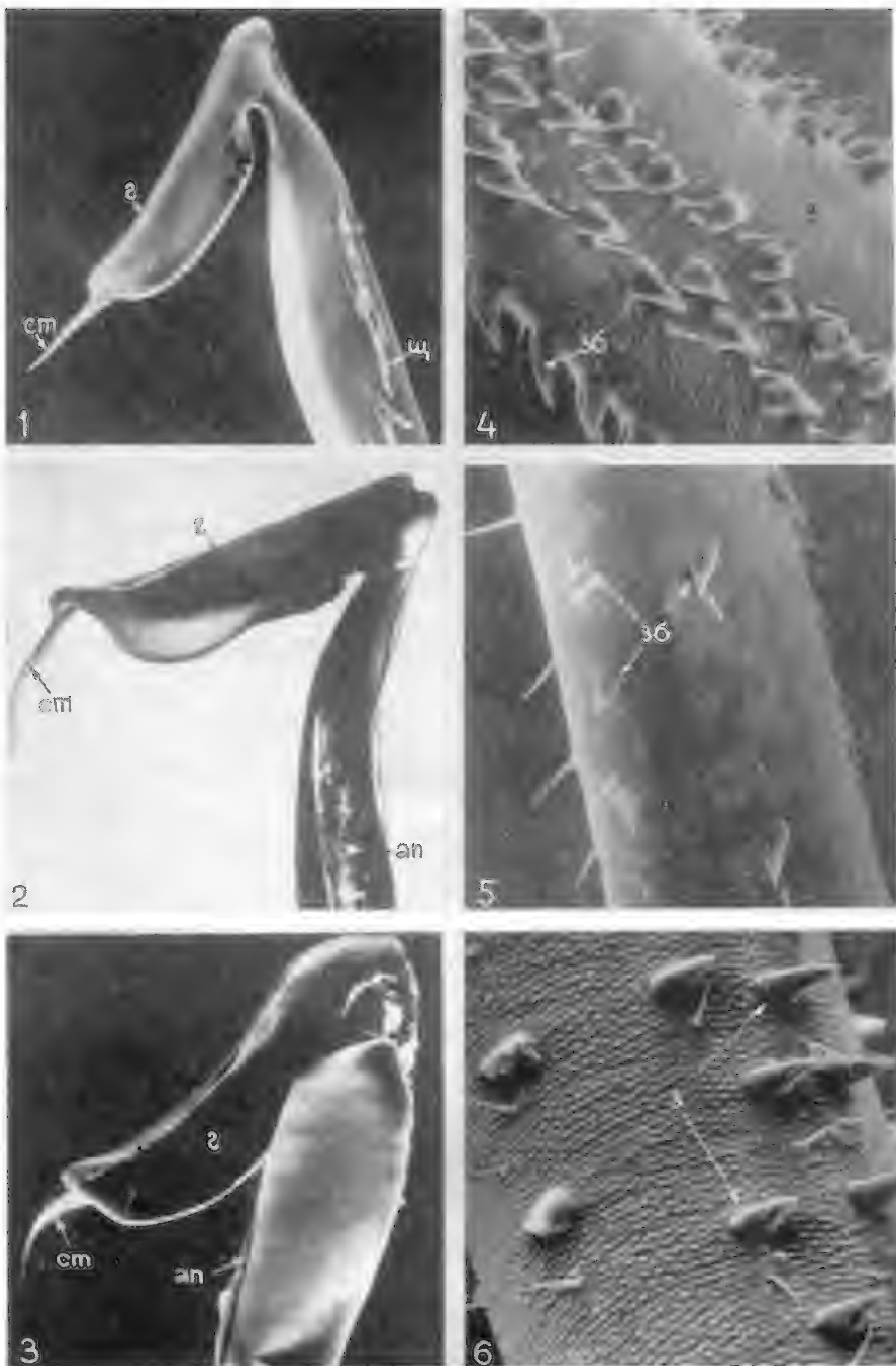


Рис. 1—6. Особенности строения пениса и бедра 1-ой пары ног самцов видов рода *Opilio*.

1—3 — дистальная часть пениса: 1 — *O. saxatilis*, ×190, 2 — *O. dinaricus*, ×220, 3 — *O. parietinus*, ×180; 4—6 — участок вентральной поверхности бедра 1-ой пары ног: 4 — *O. saxatilis*, ×190, 5 — *O. dinaricus*, ×180, 6 — *O. parietinus*, ×190.
ап — апикально-латеральное углубление, *г* — головка, *з* — «зернышки», *зб* — зубцы, *ст* — стилюс, *щ* — щетинки.

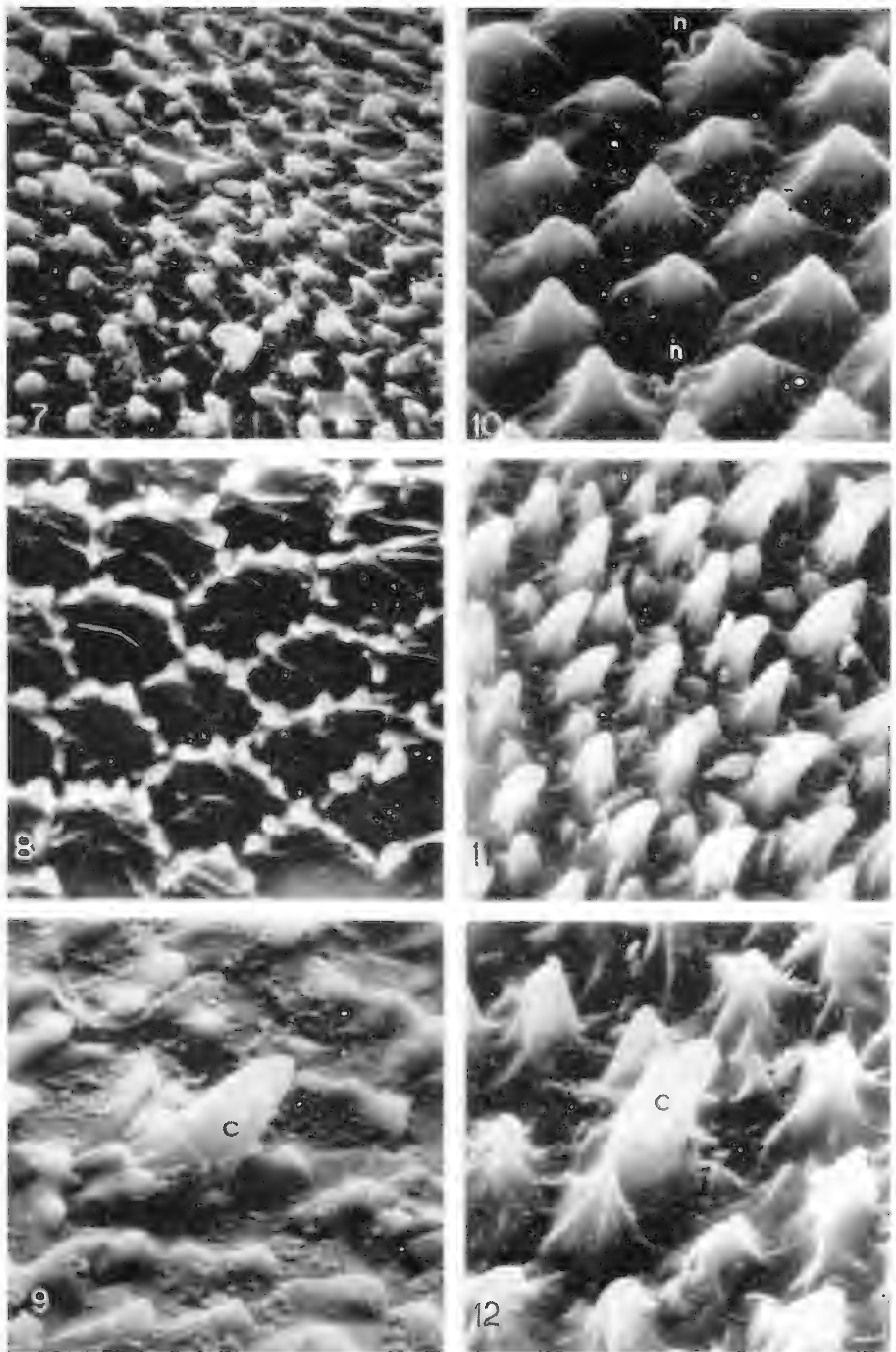


Рис. 7—12. Особенности строения поверхности кутикулы видов рода *Opilio*.

7—9 — карапакс: 7 — *O. saxatilis*, ×1000, 8 — *O. dinaricus*, ×2000, 9 — *O. parietinus*, ×1800; 10—12 скутум: 10 — *O. saxatilis*, ×1800, 11 — *O. dinaricus*, ×2300, 12 — *O. parietinus*, ×2200.
n — пора, *c* — сенсилла.

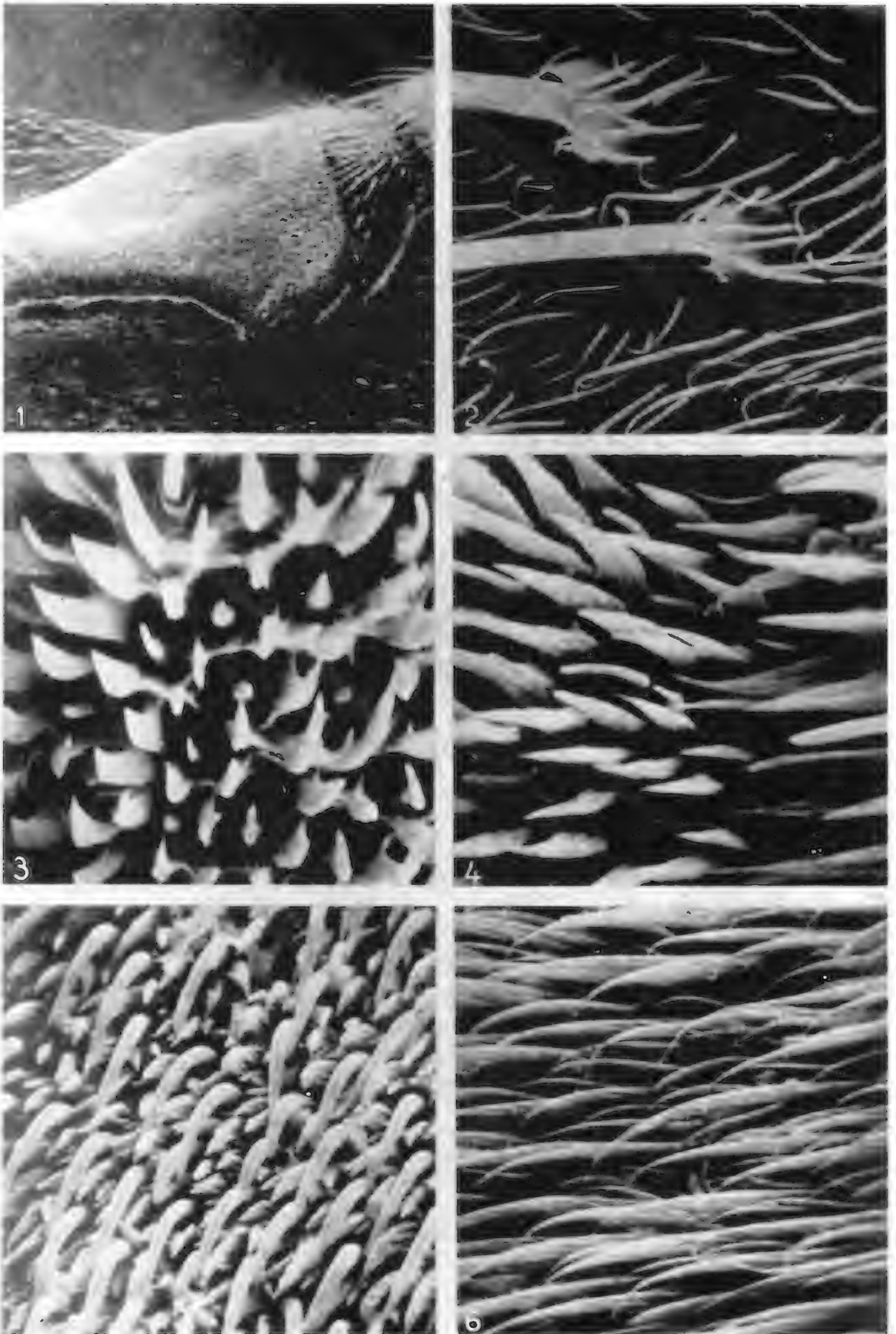


Рис. 1—6. Усики слепней.

1 — усики (1—3-й членики) *Hybomitra astur* Erichs., ×90; 2 — первый членик усиков *Hybomitra olsoi* Takah., ×2000; 3 — вершина третьего членика *Chrysops suavis* Lw., ×1800; 4 — площадка третьего членика *Chrysops suavis* Lw., ×1800; 5 — вершина третьего членика *Atylotus pallitarsis* Ols., ×1900; 6 — вершина третьего членика *Haematopota desertorum* Szil., ×2100.

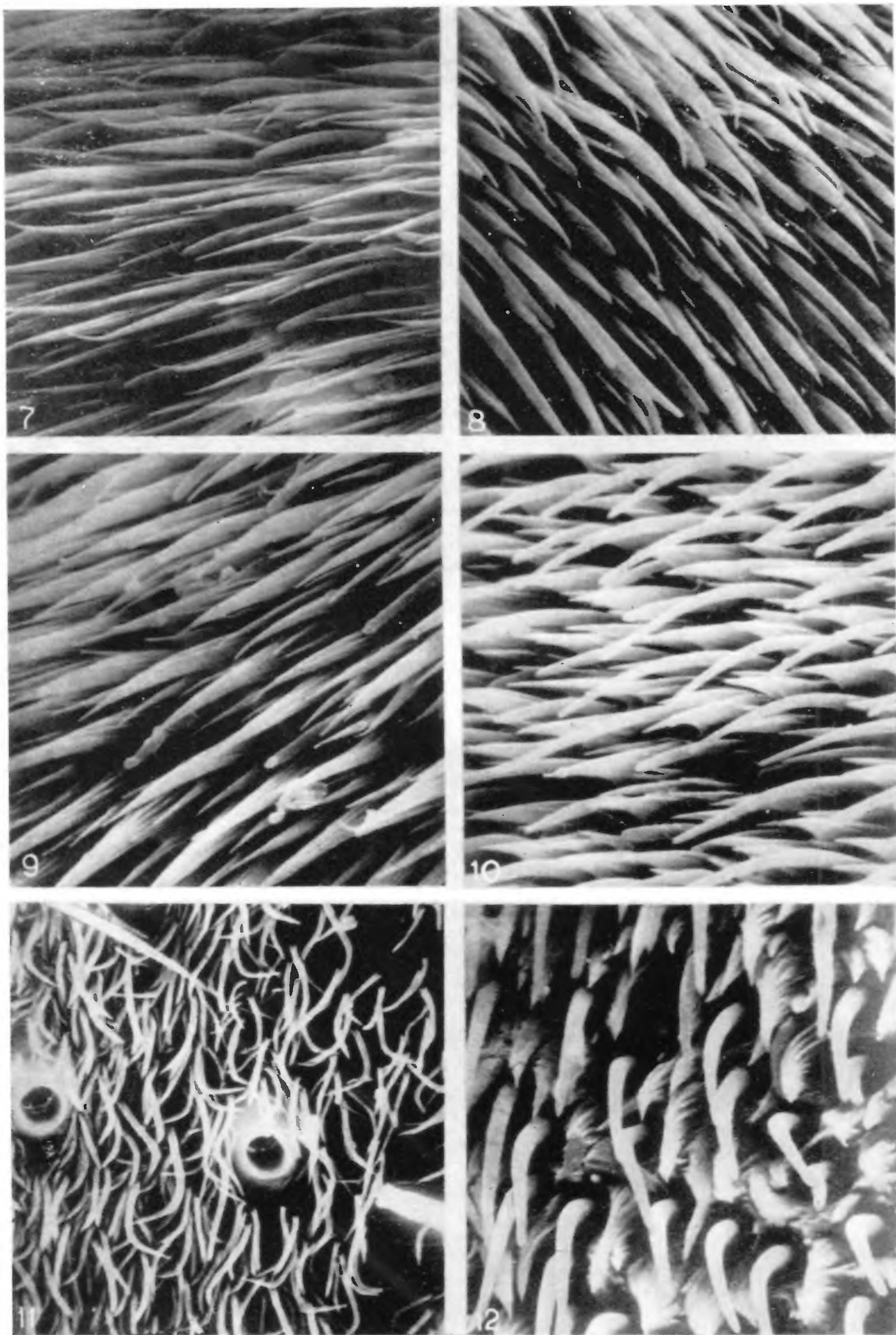


Рис. 7—12. Усики слепней.

7 — вершина третьего членика *Hybomitra nigricornis* Ztt., ×1900; 8 — площадка третьего членика *Hybomitra lundbecki* Lynb., ×1800; 9 — вершина третьего членика *Hybomitra astur* Erichs., ×1800; 10 — площадка третьего членика *Hybomitra astur* Erichs., ×1800; 11 — площадка третьего членика *Hybomitra sexfasciata* Hine., ×1900; 12 — площадка третьего членика *Hybomitra olsoi* Takah., ×2100.

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Предисловие 3

В. П. Иванов. Электронномикроскопическое исследование механорецепторных волосков насекомых 5

В. П. Иванов. Тонкое строение джонстонова органа личинок стрекоз *Aeschna* sp. и *Coenagrion* sp. 16

Ю. С. Балашов и С. А. Леонович. Наружная ультраструктура органа Галлера иксодовых клещей подсемейства Ixodinae (Acarina, Ixodoidea) в связи с систематикой этой группы 29

А С. Райхель. Ультраструктурные особенности оогенеза у иксодового клеща *Hyalomma asiaticum* . 37

Ю. С. Балашов и А. С. Райхель. Тонкое строение выводящих путей женской половой системы иксодового клеща *Hyalomma asiaticum* 47

С. Ю. Чайка. Сравнительное исследование ультраструктурной организации средней кишки блох (Siphonaptera) 55

Л. И. Амосова. Ультратонкое строение жирового тела иксодового клеща *Hyalomma asiaticum* 61

Б. П. Чевризов. К вопросу о применении растрового электронного микроскопа в диагностике сенокосцев (Opiliones) . 70

Д. Мягмарсурэн. К строению антеннальных сенсилл слепней (Diptera, Tabanidae) 74

Рефераты 77

CONTENTS

Page

Preface . 3
V P. Ivanov. Electron microscope study of the mechanoreceptor hairs in insects 5
V P Ivanov. Fine structure of Johnston's organ in dragonflies larvae of *Aeschna* sp. and *Coenagrion* sp. . . 16
Yu. S. Balashov and S. A. Leonovitch. External ultrastructure of Haller's organ in the ticks of subfamily Ixodinae (Acarina, Ixodoidea) in connection with the systematics of the group . . 29
A. S. Raikhel. Fine structural peculiarities of oogenesis in the ixodid tick *Hyalomma asiaticum* 37
Yu. S. Balashov and A. S. Raikhel. Fine structure of female reproductive system ducts in the tick *Hyalomma asiaticum* 47
S. Yu. Chaika. Comparative study of ultrastructural organization of the midgut in the fleas (Siphonaptera) 55
L. I. Amosova. Fine structure of the fat body in the ixodid tick *Hyalomma asiaticum* . 61
B. P. Chevrizov. On the question of use of scanning electrone microscope in harvestmen diagnostics (Opiliones) 70
D. Myagmarsuren. On the structure of antennal sensillae in the gadflies (Diptera, Tabanidae) 74
Abstracts 77

УЛЬТРАСТРУКТУРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ НАЗЕМНЫХ ЧЛЕНИСТОНОГИХ

Сборник научных работ

Редактор *Т. А. Асанович*

Утверждено к печати
Зоологическим институтом Академии Наук СССР
План 1978 г.

Сдано в набор 20.03.78. Подписано к печати 21.11.78. М-20686. Формат 70×108/16
Бумага № 1. Гарнитура литературная. Печать высокая. Печ. л. 5,25+19 вкл.
(2,5 п. л.).=8,05 усл.-печ. л.=8,7 уч.-изд. л. Заказ 878. Тираж 1000 экз. Цена 85 коп.

Зоологический институт АН СССР
199164, Ленинград, Университетская наб., 1.

Типография № 2 Ленуприздата. 192104, Ленинград, Литейный пр., 55.